ISSN 0006—8136

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



ТОМ 71

12

ДЕКАБРЬ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1986

Журнал основан в 1916 г.

Издается 12 раз в год

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

В. И. Василевич, А. Е. Васильев (*зам. главного редактора*), М. М. Голлербах, Т. И. Капралова (*отв. секретарь*), Е. М. Лавренко, Н. А. Миняев, Б. Н. Норин (*зам. главного редактора*), |Т. И. Серебрякова|, А. К. Скворцов, А. Л. Тахтаджян (*главный редактор*), Х. Х. Трасс, Ан. А. Федоров, С. К. Черепанов (*зам. главного редактора*), М. С. Яковлев, А. А. Яценко-Хмелевский.

EDITORIAL BOARD

S. K. Cherepanov (*Associate Editor*), An. A. Fedorov, M. M. Hollerbach, T. I. Kapralova (*Secretary*), E. M. Lavrenko, N. A. Miniaev, B. N. Norin (*Associate Editor*), |T. I. Serebryakova|, A. K. Skvortsov, A. L. Takhtajan (*Editor-Chief*), H. H. Trass, V. I. Vasilevich, A. E. Vassilyev (*Associate Editor*), M. S. Yakovlev, A. A. Yatsenko-Khmelevsky.

РЕДАКЦИОННЫЙ СОВЕТ

В. А. Алексеев, Э. Ц. Габриэлян, М. В. Горленко, И. К. Дагис, К. З. Закиров, Н. И. Караева, Л. Я. Курочкина, Л. И. Малышев, Б. Т. Матиенко, Ю. С. Насыров, Г. Ш. Нахуцришвили, Н. Т. Нечаева, Э. Х. Пармасто, В. И. Парфенов, К. М. Сытник, Л. В. Табака, В. Н. Тихомиров, С. С. Харкевич.

EDITORIAL COUNCIL

V. A. Alexeyev, I. K. Dagis, E. Ts. Gabrielian, M. V. Gorlenko, N. I. Karaeva, S. S. Kharkevish, L. Ya. Kurochkina, L. I. Malyshev, B. T. Matienko, G. Sh. Nakhutzrischvili, Yu. S. Nasyrov, N. T. Nechaeva, V. I. Parfenov, E. Kh. Parmasto, K. M. Sytnik, L. V. Tabaka, V. N. Tikhomirov, K. Z. Zakirov.

Зав. редакцией *М. П. Тулина*. Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *О. И. Буркова* и *А. З. Лакомская*

Сдано в набор 10.09.86. Подписано к печати 14.11.86. М-18958. Формат бумаги $70 \times 108^{1}/_{16}$.
Бумага типографская № 2. Гарнитура обыкновенная. Печать высокая. Усл. печ. л. 13.3.
Усл. кр.-отт. 13.83. Уч.-изд. л. 16.33. Тираж 2236. Тип. зак. 789.

Ордена Трудового Красного Знамени издательство «Наука», Ленинградское отделение
199034, Ленинград, В-34, Менделеевская линия, 1
«Ботанический журнал», тел. 218-36-12

Ордена Трудового Красного Знамени Первая типография издательства «Наука»
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, 12

УДК 581.45 : 581.84

Ю. В. Гамалей, Т. Р. Милашвили

СИСТЕМЫ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ПЛАСТИД В ЛИСТЬЯХ ДВУДОЛЬНЫХ

YU. V. GAMALEY, T. R. MILASHVILI. THE SYSTEM OF THE PLASTID DISTRIBUTION IN LEAVES OF DICOTYLEDONS

Пластидный аппарат листа имеет 2 структурных уровня: индивидуальный и популяционный. В статье предложен метод описания популяционной структуры, основанный на использовании распределений пластид листа по числу, величине, структуре. На материале 9 видов двудольных, относящихся к разным экологическим группам и морфолого-анатомическим типам, показана связь между анатомической организацией листа и структурой пластидной популяции. На этом основании предполагается, что описанные в статье системы распределения пластид могут использоваться в качестве эталонов при моделировании популяционной структуры пластид в листьях с известной анатомией. Обсуждаются механизм дифференциации пластид в листе и роль внешних и внутренних факторов в регуляции деления, роста и развития пластид.

В заложении листового бугорка участвуют несколько десятков клеток апикальной меристемы с общим числом пластид, не превышающим 2—3 сотни. В закончившем рост листе число пластид достигает нескольких десятков или даже сотен миллионов (Мокроносов, 1978). Этот прирост создается за счет многократного деления пластид, сопряженного лишь частично с делением клеток: во многих типах клеток листа число циклов пластокинеза не совпадает с числом циклов цитокинеза (Butterfass, 1980). Процессы репликации и развития пластид не вполне самостоятельны, многие контролирующие их звенья размещены в ядре и цитоплазме клеток, тем не менее есть достаточно оснований рассматривать совокупность пластид листа как популяцию органелл, объединенную общим происхождением и приобретающую в ходе развития листа определенную структуру (Butterfass, 1980; Herrmann, Possingham, 1980).

Дифференциация клеток и тканей в ходе развития листа сопровождается появлением различий клеток по числу, величине, структуре пластид. В зрелом листе популяция пластид листа становится дифференцированной и количественно, и качественно. Изучение наряду со структурой индивидуальных пластид, популяционной структуры («мезоструктуры»: Мокроносов, 1978) — задача, теоретический и практический смысл которой давно оценен и очевиден особенно теперь в связи с поисками экспериментальных возможностей воздействия на структуру пластидного аппарата. Большой опыт таких исследований накоплен по основной ткани листа — мезофиллу (Горышина и др., 1975; Мокроносов, 1978, 1981; Цельникер, 1978). Использование методического подхода, сочетающего морфометрический анализ световых и электронно-микроскопических изображений, позволяет расширить задачу и предложить систему количественного описания, облегчающую сравнительный анализ структуры пластидной популяции в листьях растений разных систематических и экологических групп.

Материал и методика

В качестве объектов сравнительного исследования выбраны растения нескольких экологических групп с листьями, относящимися к разным анатомическим типам (см. таблицу).

© Издательство «Наука», «Ботанический журнал», 1986 г.

Объекты исследования

Вид	Экологическая группа	Анатомия листа
Trifolium repens L.	Мезофит	Дорзивентральная
Sphaerophysa salsula (Pall.) DC.	Склероморфный ксерофит	Изолатеральная
Peganum harmala L.	Суккулентный ксерофит	Изолатеральная, с водоносной околопучковой паренхимой
Peperomia obtusifolia (L.) A. Dietr.	То же	Дорзивентральная, с водоносной гиподермой
Atriplex sibirica L.	» »	Коронарная
Bassia hyssopifolia (Pall.) Ktze.	» »	Полукоронарная
Halogeton glomeratus (Bieb.) C. A. Mey.	» »	Коронарно-центрическая
Batrachium eradicatum (Laest.) Fries	Гидрофит	
Погруженный лист		Центрическая
Надводный лист		»
Batrachium peltatum (Schrank) C. Presl	»	
Погруженный лист		»
Плавающий лист		Дорзивентральная

Приготовление препаратов для световой и электронной микроскопии проводилось по стандартной методике: глутар-осмиевая фиксация, заливка в эпон. Для световой микроскопии срезы окрашивали толуидиновым синим, для электронной — цитратом свинца. Наблюдения и съемку вели на световом микроскопе Orgaval и электронных микроскопах Tesla BS-500 и JEM-7A. Измерения проводили частично на препаратах, частично на снимках с использованием методов стереометрического анализа (Weibel, 1969; Силаева, Силаев, 1979; Автандилов и др., 1984). Определялись показатели:

Измеряемые характеристики: n — число сечений пластид на срезе клетки; S — площадь среза клетки, мкм²; D — длинная ось сечения (диаметр) пластиды, мкм; H — короткая ось (толщина), мкм; $N_г$ — число гран на срезе; $N_т$ — среднее число тилакоидов в гране.

Расчетные характеристики: 1. Число пластид в клетке. Для клеток правильной формы с высоким содержанием пластид и поверхностным их расположением

$$N = n_1 n_2 n_3,$$

где n_1, n_2, n_3 — числа сечений пластид вдоль каждой из трех сторон клетки. Для клеток столбчатой формы

$$N = n_1 n_2,$$

где n_1 — число сечений пластид на парадермальном срезе, n_2 — число сечений пластид вдоль антиклинальной стенки на продольном срезе клетки. Для клеток неправильной формы, клеток с низким содержанием пластид или случайным их расположением

$$N = \frac{nV}{DS},$$

где n — число сечений пластид в ряду клеток; S — суммарная площадь сечений ряда клеток, мкм²; V — объем одной клетки, мкм³; D — длинная ось пластиды, мкм.

2. Величина (объем) пластид. Для пластид двояковыпуклой формы

$$V = \frac{1}{24} \pi H (3D^2 + H^2),$$

плосковыпуклой формы

$$V = \frac{1}{24} \pi H (3D^2 + 4H^2),$$

выпукло-вогнутой формы

$$V = \frac{1}{6}\pi\left[\frac{3}{4}D^2H + (H+h)^3 - h^3\right],$$

где D — длинная ось пластиды в мкм, H — короткая ось, h — высота прогиба.

3. Объем клеточного пластидома

$$\sum V = NV.$$

Выборки по большинству измеряемых характеристик состояли из 20—30 измерений. Значения доверительных интервалов определялись по таблицам, для измеряемых и расчетных величин они составляли 10—15 %.

Результаты

Результаты исследований представлены на диаграммах (рис. 1—10), которые показывают распределение пластидных характеристик (числа и величины органелл, объема клеточного пластидома, величины гран) по клеточным слоям и тканям листа. Приведены данные для 9 видов двудольных.

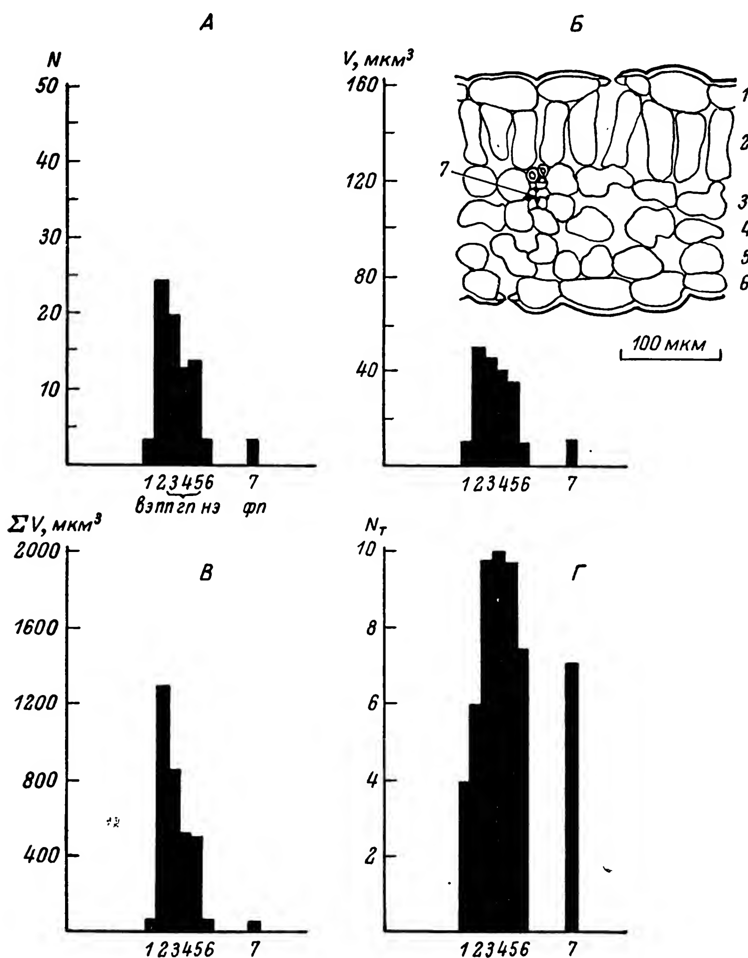


Рис. 1. Распределение пластид в мезоморфных листьях дорзивентральной анатомии. *Trifolium repens.*

По оси абсцисс — клеточные слои: *вэ* — верхняя эпидерма, *пп* — палисадная паренхима, *гп* — губчатая паренхима, *нэ* — нижняя эпидерма, *фп* — флоэмная паренхима (расположение тканей показано на схеме поперечного среза листа, где цифрами обозначены клеточные слои). *По оси ординат* — N — число пластид в клетках (*А*), V — величина пластид (*Б*); ΣV — объем клеточного пластидома (*В*), N_T — степень гранальности пластид (среднее число тилакоидов в гране) (*Г*).

Так же и с такой системой обозначения тканей и клеточных слоев даны распределения пластидных характеристик в листьях других изученных растений (рис. 2—10).

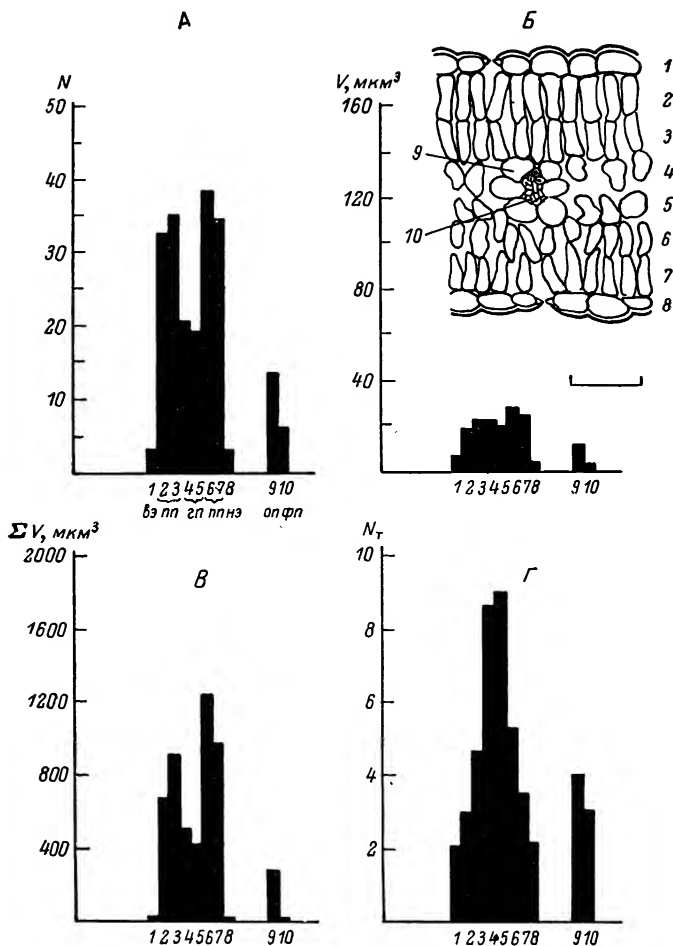


Рис. 2. Распределение пластид в склероморфных листьях изолатеральной анатомии. *Sphaerophysa salsula*.

оп — обкладка пучков.

Trifolium repens. Листья дорзивентральной анатомии имеют асимметричное распределение пластидного материала (рис. 1). Минимальные величины всех показателей свойственны эпидерме и паренхиме проводящего пучка. В клеточных слоях мезофилла показатели числа и величины пластид снижаются от верхней к нижней поверхности листа, показатель граанальности пластид изменяется в противоположном направлении. Хлоропласты палисадной паренхимы имеют световой тип тилакоидной системы, с мелкими гранами; хлоропласты губчатой — теневой, с крупными гранами. Крупные граны характерны и для хлоропластов флоэмной паренхимы. Эпидермальные хлоропласты отличаются слабым развитием тилакоидной системы. По типу запасания пластиды всех клеток, кроме пучковых, крахмальные. Максимальное крахмалонакопление свойственно хлоропластам губчатой паренхимы и замыкающим клеткам устьиц. Пластиды ситовидных элементов и их спутников белковые.

Sphaerophysa salsula. Листьям изолатерального анатомического строения свойственно симметричное изменение всех пластидных характеристик от внутренних к внешним слоям клеток (рис. 2). Распределение пластидного материала у этого вида такое же, как у *T. repens*, но повторенное дважды, в обоих направлениях от осевой плоскости листа. Минимальные величины всех показателей и здесь свойственны эпидерме и пучковой паренхиме. В мезофилле число пластид выше в палисадных клетках, а величина практически не меняется по слоям. Межтканевые различия по объему клеточного пластидома главным об-

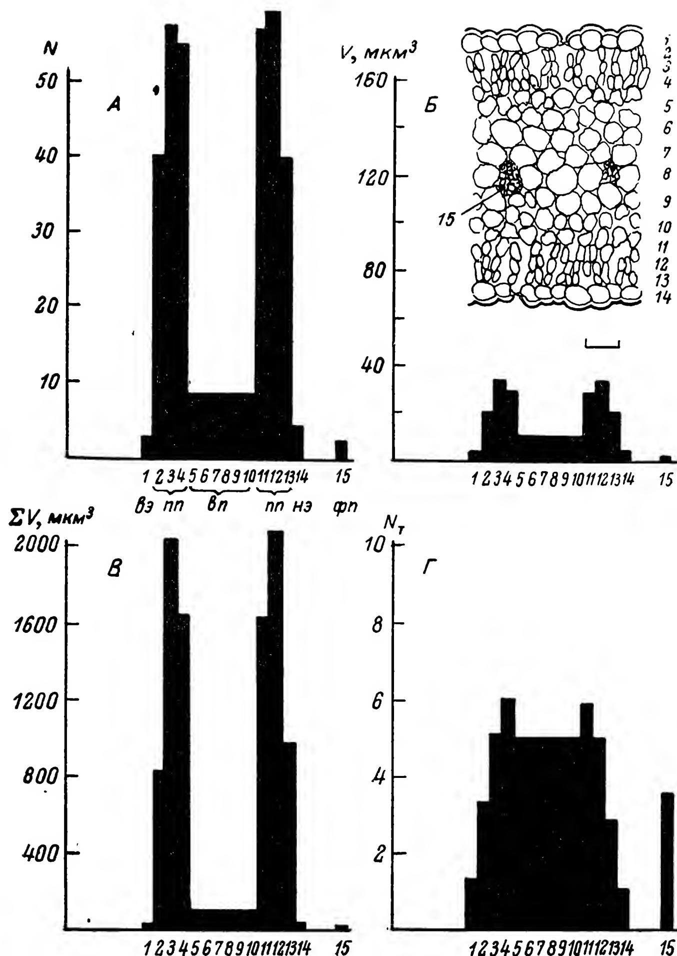


Рис. 3. Распределение пластид в суккулентных листьях изолатеральной анатомии. *Peganum harmala*.

вп — водоносная паренхима.

разом связаны с различиями клеток по числу пластид. Показатель гранальности самый высокий у теневых хлоропластов губчатой паренхимы. Тип запасания пластид в основных эпидермальных клетках и клетках флоэмы белковый, в остальных — крахмальный или липидно-крахмальный. Наибольшее содержание крахмала характерно для пластид губчатой паренхимы, расположенной во внутренней части мезофилла.

Peganum harmala. Суккулентные листья этого растения имеют большое количество внутренней водоносной паренхимы и симметрично расположенную снаружи от нее 3-слойную палисадную ткань (рис. 3). Анатомическая организация изолатеральная, распределение пластидного материала симметричное относительно осевой плоскости, двухвершинное. Различия клеточных слоев особенно велики по численности пластид: наиболее высокие показатели свойственны палисадным клеткам, минимальные — эпидермальным. Варьирование величины пластид носит такой же характер, но диапазон изменений у этого показателя значительно меньший. По общему объему клеточного пластидома самые высокие показатели имеет средний слой палисадной ткани, самые низкие — эпидерма и водоносная паренхима. В связи с большим объемом клеток водоносной паренхимы концентрация пластид в них очень низкая, парциальный объем составляет десятые доли процента. Показатель гранальности хлоропластов в палисадной ткани возрастает от внешних слоев к внутренним. Редкие хлоропласты водоносной паренхимы по показателю гранальности почти не уступают хлоропластам палисадной ткани. Тип запасания пластид во всех

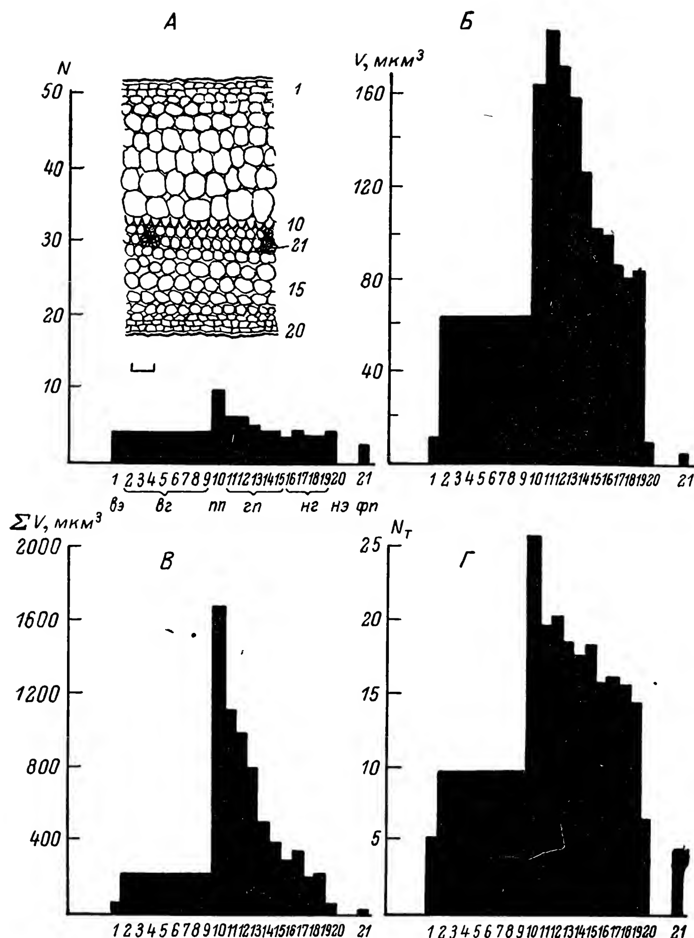


Рис. 4. Распределение пластид в суккулентных листьях дорзивентральной анатомии. *Peperomia obtusifolia.*

вг — верхняя гиподерма, *нг* — нижняя гиподерма.

тканях, включая и ткани проводящего пучка, липидный или липидно-крахмальный, причем крахмал даже в ассимиляционных и запасающих тканях встречается в очень малых количествах.

Peperomia obtusifolia. Листья тоже относятся к суккулентному типу, но отличаются от листьев *P. harmala* внешним относительно мезофилла расположением водоносной ткани (гиподермы). Распределение пластидного материала в связи с этим инвертированное по сравнению с наблюдаемым в листьях *P. harmala* и одновершинное (рис. 4). Асимметричность распределения связана с дорзивентральной структурой мезофилла у этого вида. Дифференциация клеток по числу пластид выражена слабо, а по величине и степени гранальности, наоборот, очень сильно. Различия клеток по объему пластидома в отличие от *P. harmala* в основном складываются из различий величины, а не числа пластид. Максимальные показатели всех характеристик свойственны однослойной палисаде, состоящей из клеток бокаловидной формы. Число пластид в этих клетках не более 10, но объем их очень большой, до 200 мкм³. Направление изменений всех показателей от палисадного слоя к обеим поверхностям листа сходное, но характер разный: в губчатой паренхиме и нижней гиподерме все показатели снижаются постепенно, в верхней гиподерме — резким скачком. *P. obtusifolia* — единственный из изученных видов, у которого показатель гранальности оказался коррелирующим с величиной пластид. В хлоропластах верхней гиподермы тилакоидная система светового типа, с мелкими гранами; в хлоропластах палисадной и губчатой тканей — теневого типа, с очень круп-

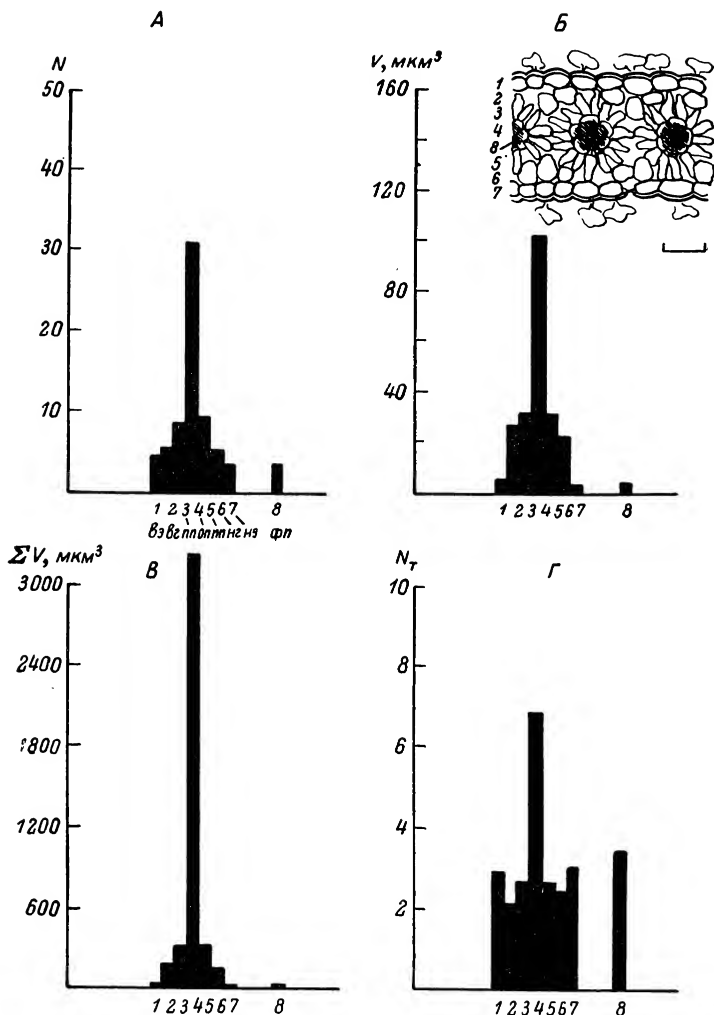


Рис. 5. Распределение пластид в листьях коронарной анатомии. *Atriplex sibirica.*

ными гранами, содержащими по 30 и более тилакоидов. Тип запасания пластид крахмальный (эпидерма, палисадная паренхима, ситовидные элементы флоэмы) или белково-крахмальный (гиподерма, губчатая паренхима, спутники ситовидных элементов). Особенно высоким содержанием запасных белков и крахмала отличаются хлоропласты губчатой паренхимы.

Atriplex sibirica. Анатомическая специфика листьев этого вида состоит в сочетании изолатеральности с коронарной структурой мезофилла (рис. 5). В соответствии с такой анатомией распределение пластидного материала в листе симметричное, одновершинное. Максимальные величины всех показателей свойственны специализированной хлоренхимной обкладке проводящих пучков. В других тканях и число, и величина, и гранальность пластид намного ниже. Особенно выделяются клетки обкладки по общему объему клеточного пластидома. Показатель гранальности в хлоропластах обкладки в 2 раза выше, чем в хлоропластах палисады. По запасаемым веществам пластиды обкладки крахмальные, пластиды эпидермы и флоэмы белковые. В пластидах палисады и гиподермы возможно запасание небольших количеств крахмала и белка, но чаще они не содержат никаких запасных включений.

Bassia hyssopifolia. Изолатеральная анатомия листа сочетается с полукоронарной структурой мезофилла и довольно большим объемом внутренней водоносной паренхимы (рис. 6). Распределение пластидного материала симметричное, двухвершинное. Максимальные показатели числа и величины пластид соответ-

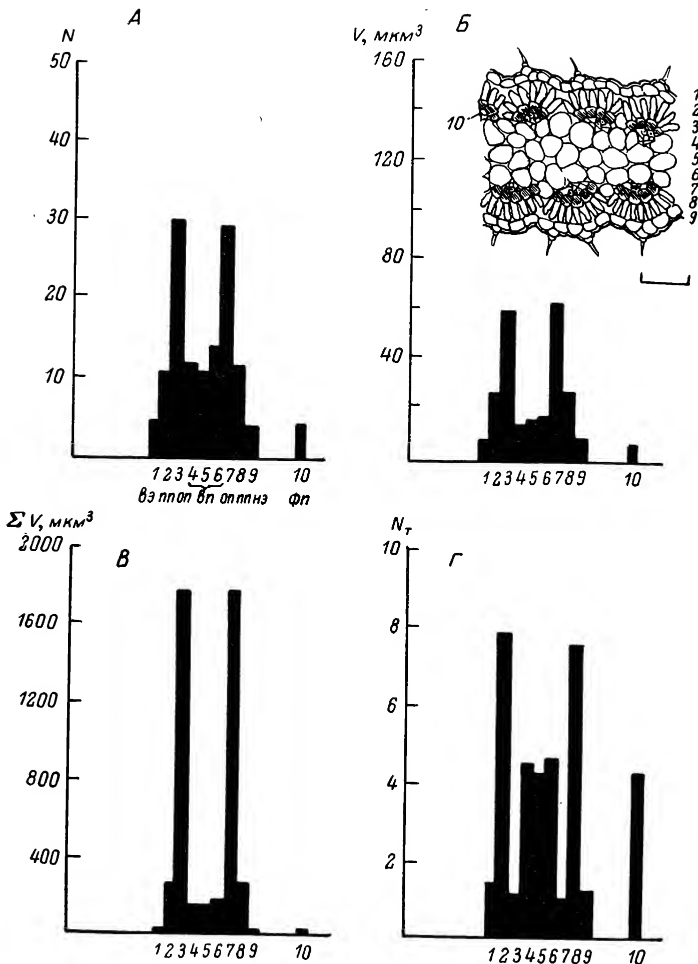


Рис. 6. Распределение пластид в плоских суккулентных листьях полукоронарной анатомии. *Bassia hyssopifolia*.

ствуют двум симметричным слоям клеток обкладки пучков. Для них же характерны и наиболее высокие показатели по объему пластидома. Клетки внешнего палисадного слоя и внутренней водоносной паренхимы сходны по числу пластид, но их величина в палисаде вдвое больше, чем в водоносной паренхиме. Концентрация пластид в палисадных клетках намного выше в связи с меньшим их собственным размером. Показатель гранальности самый низкий у хлоропластов обкладки и самый высокий у хлоропластов палисадных клеток. Хлоропласты водоносной паренхимы занимают среднее положение по этому показателю. По типу запасания хлоропласты обкладки и водоносной паренхимы крахмальные, остальные хлоропласты относятся к белковому типу. Хлоропласты палисады обычно не содержат запасных веществ или содержат крахмал и белок в небольших количествах. По признаку запасания пластид есть сходство с *A. sibirica*.

Halogeton glomeratus. Радиальная анатомия цилиндрических суккулентных листьев сочетается с коронарной структурой мезофилла (рис. 7). Распределение пластидного материала в листе радиальное, симметричное во всех направлениях. На диаграммах рис. 7 оно показано от поверхности до центра листа. Очевидно его сходство с аналогичным распределением от поверхности до осевой плоскости у *B. hyssopifolia* (рис. 6). Клетки специализированной хлоренхимной обкладки выделяются максимальным содержанием пластид, показатели числа и величины их в этом клеточном слое самые высокие. Показатель гранальности, наоборот, самый низкий. Палисадные клетки от водоносных отличаются боль-

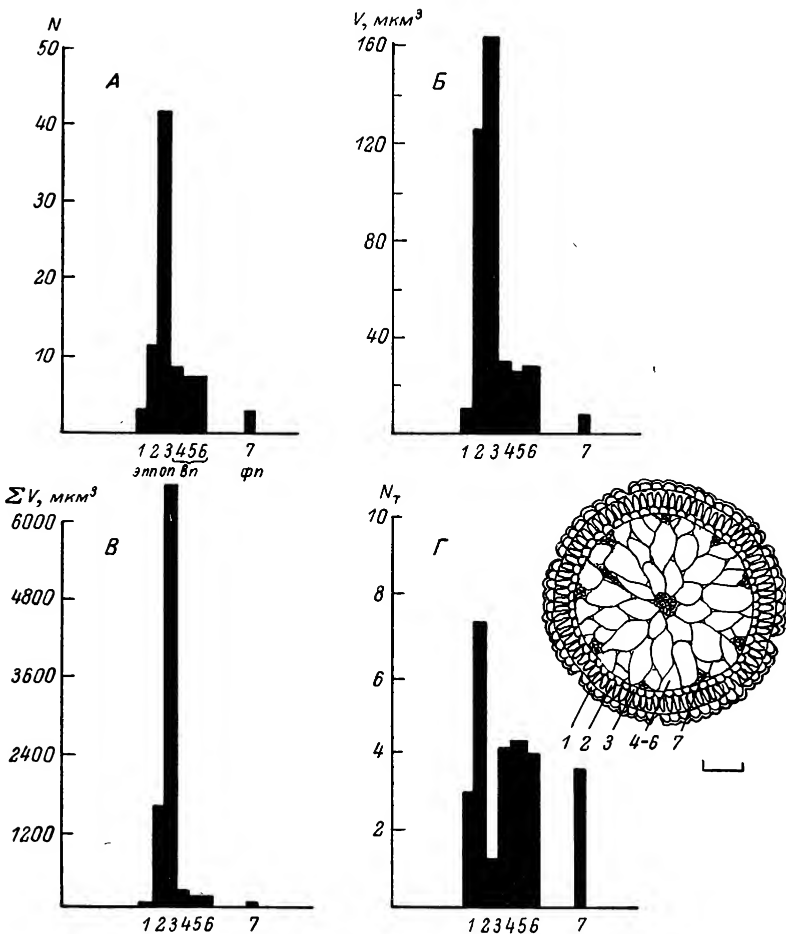


Рис. 7. Распределение пластид в цилиндрических суккулентных листьях коронарно-центрической анатомии. *Halogeton glomeratus*.

э — эпидерма.

шей величиной пластид и более высоким показателем их гранальности. По признаку запасания распределение пластид такое же, как у *B. hyssopifolia*.

Batrachium eradicatum. Этот обитатель проточных водоемов обычно имеет только погруженные листья, рассеченные на нитевидные сегменты цилиндрической формы. Их анатомическая структура радиальная, распределение пластидного материала центробежное (рис. 8). Максимальные показатели всех пластидных характеристик свойственны фотосинтезирующей эпидерме; по направлению к единственному проводящему пучку, расположенному в центре, все показатели снижаются. Число пластид уже в субэпидермальном слое резко падает, и, хотя величина их в первых трех слоях клеток почти одинакова, объем пластидома сокращается в направлении к центру практически линейно. Показатель гранальности в направлении к центру мало изменяется и остается довольно высоким даже в клетках пучковой паренхимы. Тип запасания у большинства пластид белково-крахмальный. Белковое запасание более выражено в фотосинтезирующей эпидерме. В ситовидных элементах флоэмы пластиды крахмальные, в их спутниках обычно «пустые» (не содержащие запасных включений).

При понижении уровня воды в водоеме *B. eradicatum* способен развиваться в воздушной среде, формируя листья с более короткими и толстыми сегментами, но все-таки сходные по морфологии и анатомии с погруженными (рис. 8 и 9). Система распределения пластидного материала в этом случае тоже центрическая, но совсем иная (рис. 9). Высокие величины всех показателей свойственны

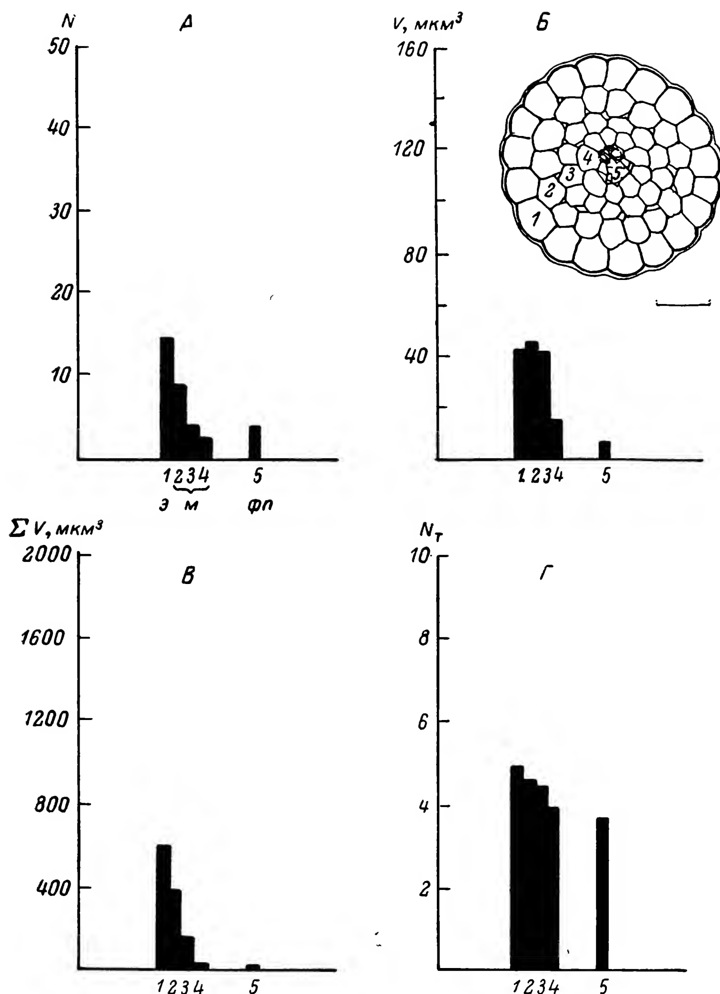


Рис. 8. Распределение пластид в погруженных листьях, рассеченных на цилиндрические сегменты центрической анатомии. *Batrachium eradicatum.*

м — мезофилл.

клеткам мезофилла, низкие — клеткам эпидермы и проводящего пучка. Среди концентрических слоев мезофилла максимальный объем пластидома и наиболее высокие показатели гранальности имеют клетки среднего слоя. Распределение пластид по типам запасания также отличается от свойственного погруженным листьям: белковые пластиды встречаются только в основных эпидермальных клетках, в остальных типах клеток пластиды крахмальные, в том числе и в клетках устьиц, которые появляются в воздушных листьях (в погруженных их нет).

Batrachium peltatum. В отличие от *B. eradicatum* этот вид имеет два типа листьев: нитевидные погруженные и плоские плавающие. У погруженных листьев *B. peltatum* анатомия и распределение пластид такие же, как у *B. eradicatum* (рис. 8). В плавающих листьях, имеющих дорзивентральное строение, несмотря на экологическую специфичность их положения, распределение пластидного материала такое, как и в дорзивентральных листьях мезофитов (рис. 1 и 10). Минимальные показатели свойственны пластидам эпидермы и проводящего пучка, в мезофилле показатели числа и величины пластид убывают от верхней поверхности к нижней, показатель гранальности изменяется в обратном направлении, достигая максимума в нижнем слое губчатой паренхимы (рис. 10). По накоплению запасных веществ и их типам плавающие листья заметно отличаются от погруженных: пластиды эпидермы белковые или белково-крахмальные, в остальных тканях — крахмальные.

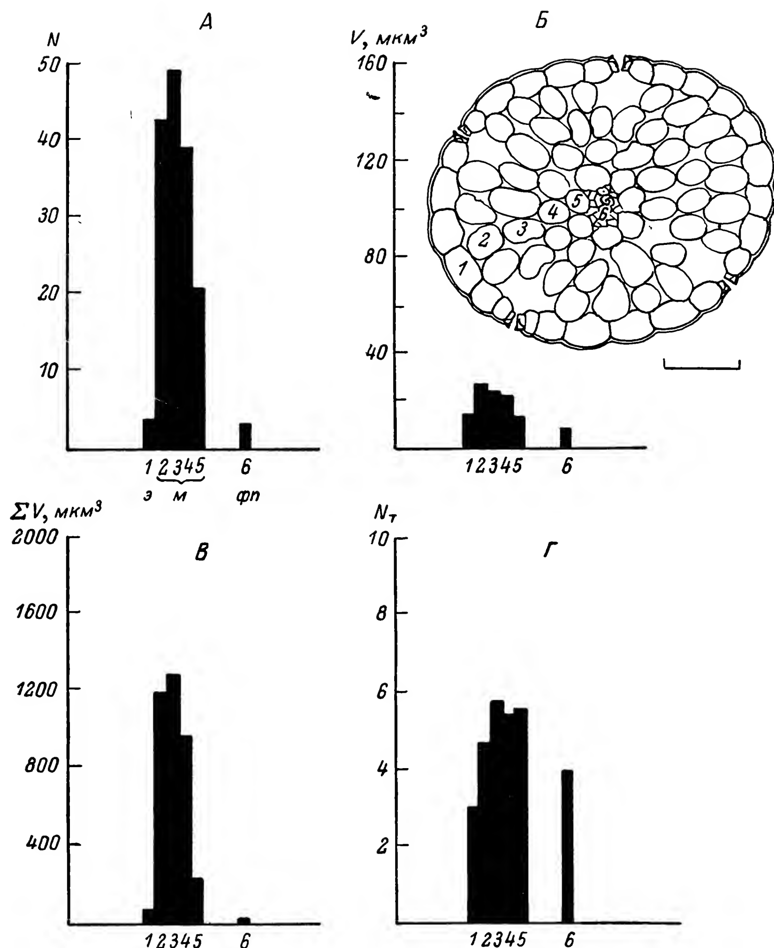


Рис. 9. Распределение пластид в надводных листьях, сходных по морфологии с погруженными. *Batrachium eradicatum.*

Обсуждение

Полученные данные свидетельствуют о том, что общие закономерности распределения числа, величины, структурных вариаций пластид в листе специфичны для анатомических типов в большей мере, чем для видов и даже для экологических групп. В листьях, относящихся к одному анатомическому типу, система распределения пластид сходная, даже если растения являются представителями удаленных экологических и систематических групп. Абсолютные величины показателей у растений со сходной анатомией листа таксоноспецифичны, но характер их изменения по тканям одинаковый (дорзивентральная анатомия — рис. 1 и 10; изолатеральная — рис. 2 и 3; коронарная — рис. 5—7).

Различия клеток листа по числу пластид у всех видов составляют 1, реже 2 порядка. На стадии деления клеток пластокинез идет синхронно с цитокинезом, вследствие этого число пластид в клетках сохраняется более или менее постоянным, варьирующим у разных видов от 4 до 12 («исходное число»: Butterfass, 1980). Дифференциация клеток разных тканей по числу пластид начинается с переходом их к растяжению и объясняется различиями по числу циклов пластокинеза на этой стадии. Судя по конечным цифрам (рис. 1—10), на стадии клеточного растяжения в клетках палисадной паренхимы происходит 2—4 цикла деления пластид, в клетках губчатой паренхимы — 1—3, в эпидермальных, гиподермальных, флоэмных паренхимных клетках деление пластид заканчивается одновременно с делением клеток. Малое (меньше исходного) число пластид в некоторых типах эпидермальных, гиподермальных, пучковых

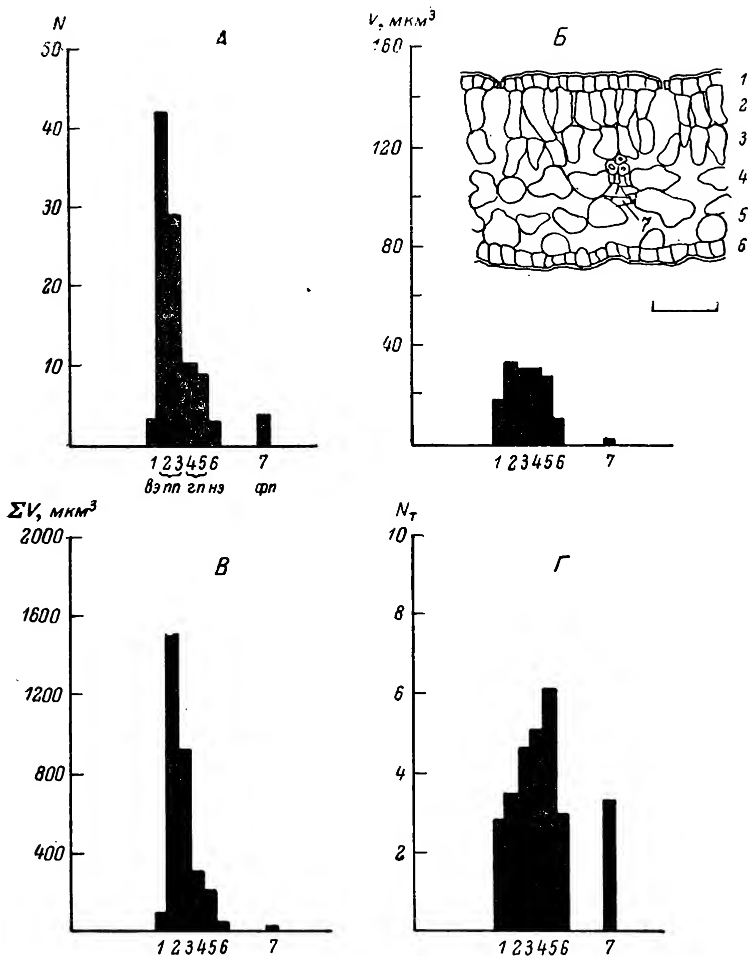


Рис. 10. Распределение пластид в плавающих листьях дорзивентральной анатомии. *Batrachium peltatum.*

паренхимных клеток указывает на то, что в дифференциации клеток по числу пластид могут участвовать не только процессы репликации, но и элиминации пластид.

Масштаб варьирования величины пластид в листьях изученных растений примерно такой же, как и числа пластид, — 1, иногда 2 порядка. Наиболее крупные пластиды свойственны ассимиляционным тканям: в дорзивентральных и изолатеральных листьях — палисадной паренхиме, в листьях с коронарной анатомией — обкладке проводящих пучков, в погруженных листьях водных растений — эпидерме. Различия между палисадной и губчатой паренхимой небольшие. Сравнительно мелкие пластиды характерны для гиподермы и водоносной паренхимы. Самые мелкие пластиды наблюдаются в эпидерме и пучковой паренхиме.

Объем клеточного пластидома — характеристика, в наибольшей мере отражающая особенности системы распределения пластид в листе. Несимметричный характер изменения этого показателя в дорзивентральных листьях, симметричный во всех типах изолатеральных листьев и радиальный в центрических выражен еще более отчетливо, чем у показателей числа и величины пластид. Многие авторы, изучавшие распределение числа и величины пластид в однотипных клетках мезофилла, пришли к выводу о стабильности парциального объема пластид в этих клетках (Цельникер, 1978). На данном материале возникли гипотезы регуляции деления и роста пластид «свободным пространством» цитоплазмы (Wong-Staal, Wildman, 1973) или «свободной поверхностью» клетки (Ellis, Leech, 1985). Связь числа и величины пластид с размером и фор-

мой клеток несомненно существует среди однотипных клеток листа, но среди клеток разной специализации ее нет. Варьирование парциального объема пластидома в клетках разных тканей одного листа от 0.01 до 75 % (*Atriplex*, *Bassia*, *Halogeton*) явно противоречит обеим гипотезам и свидетельствует о невозможности их распространения на разнотипные клетки. Связь величины пластидома с содержанием в клетке ядерной ДНК отчетливо прослежена тоже только на материале однотипных клеток мезофилла (Butterfass, 1980; Herrmann, Possingham, 1980), для разнотипных клеток таких данных практически нет. Различия клеток листа по объему пластидома у одних растений вызваны в большей мере их различиями по величине пластид (рис. 4), у других — по числу (рис. 2, 3, 9, 10), у третьих складываются из варьирования обоих показателей (рис. 5—7). Любая из систем распределения пластидного материала детерминируется в первую очередь внутренними факторами, контролирующими специализацию клеток и тканей, а затем уже внешними.

Закономерность изменения показателя гранальности пластид иная, чем показателей числа и величины пластид. У листьев, развивающихся на ярком свету (*Trifolium*, *Sphaerophysa*, *Peganum*, *Peperomia*), гранальность хлоропластов повышается в направлении снижения мощности светового потока, т. е. от наружных к внутренним слоям клеток (рис. 1—4). Листья, формируемые в условиях недостатка света (погруженные листья обоих видов *Batrachium*), имеют оптимальные световые условия в наружных слоях клеток, показатель гранальности в них убывает от внешних к внутренним слоям (рис. 8). Однако корреляция показателя гранальности с распределением света внутри листа подтверждается лишь частично. Многие типы клеток, находящиеся в равных условиях освещения, оказываются имеющими пластиды разных типов по признаку гранальности. В листьях коронарной анатомии пластиды клеток хлоренхимы и водоносной паренхимы являются гранальными хлоропластами, а пластиды расположенной между ними паренхимной обкладки — агранальными. Не объяснимы с позиций световой гипотезы различия тилакоидной системы в пластидах ситовидных элементов и их спутников, в пластидах разных типов эпидермальных клеток. Для этих типов клеток естественнее связать тип тилакоидной системы пластид с особенностями специализации клеток.

Специфичность запасаемых в пластидах веществ для разных типов клеток, известная по работам A. T. Czaja (1978), H.-D. Behnke (1981) и многих других авторов, в целом подтверждается нашим материалом. Тип запасания пластид (крахмальный, белковый, липидный) — одновременно и ткане- и таксоноспецифичный признак. Тканевые различия по этому признаку являются отражением особенностей метаболизма клеток разной специализации: углеводное запасание характерно в большей мере для ассимиляционных тканей, белковое чаще встречается в покровных тканях и пучковой паренхиме. Таксономические различия связаны со спецификой метаболизма целого растения, они давно известны и использовались для классификации растений на белковые, крахмальные, масляные (Sinnot, 1918). Согласно нашим данным, этот признак имеет и экологическую изменчивость. У представителей аридной флоры обнаружена тенденция к снижению крахмального запасания и повышению содержания запасных белков и жиров (Милашвили, Гамалей, 1985а). Сдвиг в направлении замещения крахмального запасания белковым наблюдается и у погруженных водных растений (Милашвили, Гамалей, 1985б). Причины этого явления могут быть разными для ксерофитов и гидрофитов. У ксерофитов накопление кристаллических белков в пластидах вызвано инициацией их синтеза и кристаллизации водным дефицитом (Larsson e. a., 1973; Васильев, Гамалей, 1975). В этом случае адаптивный смысл перестройки с крахмального на белковое или липидное запасание, по-видимому, заключается в более прочном связывании воды белками и жирами и в большей энергоемкости этих запасных веществ. У гидрофитов такая же перестройка может быть вызвана адаптацией к более низким температурам подводного обитания.

Заключение

Проведенное исследование показало, что существуют два уровня видовых особенностей и экологической изменчивости пластидного аппарата листа: 1) уровень структуры индивидуальных пластид, 2) уровень популяционной структуры пластид в листе. Каждый из них имеет свои адаптивные резервы, которые следует учитывать при разработке проблемы повышения продуктивности или устойчивости растений. Установленная зависимость между анатомическим строением листа и структурой его пластидной популяции позволяет считать перспективным направление селекционной и экспериментальной работы на создание определенной анатомической организации листа. Интересные результаты могла бы дать гибридизация близкородственных видов с разным анатомическим типом листа, например C_3- и C_4-видов с коронарной и некоронарной анатомией.

На основе предложенной методики описания структуры пластидной популяции листа возможно развернуть более широкое сравнительное исследование пластидного аппарата листьев в разных группах высших растений, в том числе и среди культурных растений. Представленные в этой статье диаграммы могут быть использованы в качестве эталонных при моделировании популяционной структуры пластид в листьях с известной анатомией.

ЛИТЕРАТУРА

Автандилов Г. Г., Невзоров В. П., Невзорова О. Ф. Системный стереометрический анализ ультраструктур клеток. Кишинев: Штиинца, 1984. 166 с. — *Васильев А. Е., Гамалей Ю. В.* Белковые кристаллы в клетках растений. — Цитология, 1975, т. 17, № 4, с. 371—390. — *Горышина Т. К., Заботина Л. Н., Пружина Е. Г.* Пластидный аппарат травянистых растений лесостепной дубравы в разных условиях освещенности. — Экология, 1975, № 5, с. 15—22. — *Милашвили Т. Р., Гамалей Ю. В.* Структура пластидного аппарата в суккулентных листьях с разной анатомической организацией. — Бот. журн., 1985а, т. 70, № 5, с. 580—587. — *Милашвили Т. Р., Гамалей Ю. В.* Особенности пластидного аппарата подводных и надводных листьев двух видов водного лютика. — Цитология, 1985б, т. 27, № 5, с. 511—518. — *Мокроносов А. Т.* Мезоструктура и функциональная активность фотосинтетического аппарата. — В кн.: Мезоструктура и функциональная активность фотосинтетического аппарата. Свердловск: УГУ, 1978, с. 5—31. — *Мокроносов А. Т.* Онтогенетический аспект фотосинтеза. М.: Наука, 1981. 195 с. — *Силаева А. М., Силаев А. В.* Методы количественного анализа электронно-микроскопических изображений хлоропластов. — Физиол. и биохим. культ. раст., 1979, т. 11, № 6, с. 547—562. — *Цельникер Ю. Л.* Физиологические основы теневыносливости древесных растений. М.: Наука, 1978. 210 с. — *Behnke H.-D.* Sieve-element characters. — Nord. J. Bot., 1981, vol. 1, N 3, p. 381—400. — *Butterfass Th.* The continuity of plastids and the differentiation of plastid populations. — In: Chloroplasts. Berlin: Springer, 1980, p. 29—45. — *Czaja A. T.* Structure of starch grains and the classification of vascular plant families. — Taxon, 1978, vol. 27, N 5—6, p. 463—470. — *Ellis J. R., Leech R. M.* Cell size and chloroplast size in relation to chloroplast replication in light-grown wheat leaves. — Planta, 1985, vol. 165, N 1, p. 120—125. — *Herrmann R. G., Possingham J. V.* Plastid DNA — the plastome. — In: Chloroplasts. Berlin: Springer, 1980, p. 45—97. — *Larsson C., Collin C., Albertsson P.-A.* The fine structure of chloroplast stroma crystals. — J. Ultrastr. Res., 1973, vol. 45, N 1, p. 50—58. — *Sinnot E. W.* Factors determining character and distribution of food reserve in woody plants. — Bot. Gaz., 1918, vol. 66, p. 131—135. — *Weibel E. R.* Stereological principles for morphometry in electron microscopic cytology. — Inter. Rev. Cytol., 1969, vol. 26, N 2, p. 235—302. — *Wong-Staal F., Wildman S. G.* Identification of a mutation in chloroplast DNA correlated with formation of defective chloroplasts in a variegated mutant of *Nicotiana tabacum*. — Planta, 1973, vol. 113, N 4, p. 313—326.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 22 IV 1986.

SUMMARY

Two levels of the plastid apparatus structure, individual plastids and plastid population, are studied. The method to discribe plastid distribution systems in leaves is proposed. The plastid apparatus structure is correlated with the leaf anatomy. Plastid number and size, total plastid volume per cell, number of grana tylakoids and grana size are determined for each tissue and cell type. Differentiation of the leaf plastid population is regarded as a result of mutual effects of the internal and external agents on the plastid replication and development. The patterns of plastid population are given for 9 dicotyledon species, which have different types of leaf anatomy.

УДК 581.8 : 581.48 : 582.542.2

Т. В. Егорова, С. Н. Трифонова

АНАТОМИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ ПЕРИКАРПИЯ И СЕМЕННОЙ КОЖУРЫ У ВИДОВ РОДА *CAREX* (*CYPERACEAE*) В СВЯЗИ С СИСТЕМАТИКОЙ И ФИЛОГЕНИЕЙ РОДА

T. V. EGOROVA, S. N. TRIFONOVA. THE ANATOMICAL STRUCTURE OF PERICARP AND SEED COAT OF THE SPECIES OF THE GENUS *CAREX* (*CYPERACEAE*) IN THE CONNECTION WITH THE SYSTEMATICS AND THE PHYLOGENY OF THE GENUS

Проведено сравнительно-анатомическое изучение перикарпия 106 видов рода *Carex*, представляющих все подроды и 54 секции рода; у 38 видов исследована также и семенная кожура. Последняя образована остатками интегументов, имеет однообразное строение, вследствие чего ее признаки не могут быть использованы в диагностических целях. Выявлены 6 основных вариантов анатомического строения перикарпия и высказаны предположения о путях его эволюции. Эволюционный уровень перикарпия не всегда соответствует эволюционному уровню подразделений рода, установленному на основании признаков внешней морфологии. Рассмотрен вопрос о распределении вариантов анатомического строения перикарпия по секциям рода. Приведены примеры использования данных анатомии перикарпия в таксономии рода.

Значение признаков анатомического строения перикарпия и семенной кожуры для систематики различных групп цветковых растений показано многими исследователями (Алявдина, 1931; Marek, 1958; Макарова, 1967; Сафина, Пименов, 1983, и др.).

Изучение анатомической структуры перикарпия и семенной кожуры различных видов рода *Carex* было предпринято с целью выяснить возможности использования их признаков для решения вопросов классификации и филогении этого крупного и весьма сложного в систематическом отношении рода.

Литературные сведения об анатомическом строении плодов рода *Carex* довольно ограничены и касаются только очень немногих видов. В 1867 г. G. Kraus исследовал строение перикарпия у разных групп цветковых растений, среди которых были и представители сем. *Cyperaceae*. Автор впервые дал описание строения перикарпия осок на примере *Carex acuta*, сопроводив его рисунком. В перикарпии он отметил наружную и внутреннюю эпидерму и средний слой, образованный мелкими клетками с толстыми стенками.

E. Wilczek (1892) изучил анатомию перикарпия некоторых представителей родов *Carex* и *Scirpus* и отметил, что он состоит из трех слоев: наружной эпидермы, среднего, или твердого, слоя и внутренней эпидермы. В современных работах по анатомии плодов указанные слои часто обозначаются как экзокарпий, мезокарпий и эндокарпий. Эту терминологию мы используем и в нашей статье. Давая характеристику наружной эпидерме, Wilczek обратил внимание на то, что нижняя стенка клеток имеет конусообразное утолщение, сильно вдающееся в полость клетки. Поскольку это утолщение содержит кремнезем, оно получило название «кремнеземное тело». Наличие кремнеземных образований является характерной особенностью плодов сем. *Cyperaceae*. Кроме перикарпия, Wilczek изучил развитие и строение семенной кожуры у *Carex paradoxa* (=*C. appropinquata*) и *C. paludosa* (=*C. acutiformis*). По данным этого автора, семенная кожура является производным обоих интегументов. У зрелых плодов она представлена остатками тканей наружного интегумента; внутренний интегумент полностью облитерируется и от него остается только кутикула.

Аналогичные сведения о строении семенной кожуры различных представителей семейства осоковых содержатся в работах F. Netolitzky (1926) и S. Marek (1958).

З. Т. Артюшенко и И. Н. Коновалов (1951) описали строение перикарпия *Carex vulgaris* (=*C. nigra*). C. K. Shah (1968) исследовал развитие и строение перикарпия и семенной кожуры у 5 видов сем. *Cyperaceae*, принадлежащих к разным подсемействам, в том числе у *Carex wallichiana* (= *C. fedia*). У всех изученных им видов семенная кожура формируется при участии обоих интегументов, каждый из которых состоит из двух рядов клеток — наружной и внутренней эпидермы. В зрелом семени от наружного интегумента сохраняется только наружная эпидерма, от внутреннего — внутренняя эпидерма; иногда от последней остается только кутикула.

Имеются работы, в которых приводятся данные по анатомическому строению перикарпия и семенной кожуры осок в связи с их практическим использованием. Так, С. Ю. Рожановский (1960), изучая прорастание семян пустынных растений Средней Азии, исследовал анатомическое строение перикарпия и семенной кожуры у *C. physodes* и *C. pachystylis*. Сведения о строении перикарпия *C. brevicollis* имеются в работе Б. С. Кондратенко (1973), выполненной в связи с использованием алкалоидов этого вида в медицине.

Оригинальные данные о строении перикарпия и семенной кожуры *C. hirta* приводятся А. Г. Вовк (1985).

Материал и методика

Нами было проведено сравнительно-анатомическое изучение перикарпия 106 видов рода *Carex*, относящихся ко всем подродам этого рода и 54 секциям; у 38 видов исследована также и семенная кожура. Большинство изученных видов встречается на территории СССР. Названия видов приведены в таблице, где они расположены в систематическом порядке, по системе одного из авторов (Егорова, 1966, 1972, 1976).

Для выявления анатомической структуры плода, специфичной для данной систематической группы, из многих секций мы исследовали по нескольку видов.

Плод осок односемянный, развивающийся из верхней одногнездной завязи, нераскрывающийся, слегка двояковыпуклый, если гинецей образован двумя плодолистиками, или трехгранный, если — тремя. Плоды осок имеют твердый перикарпий, поэтому для получения срезов их предварительно кипятили в воде в течение 40 мин, затем помещали в размягчающую смесь (спирт, глицерин, вода в соотношении 1 : 1 : 1), в которой выдерживали не менее 5 сут. Срезы (поперечные и продольные) делали бритвой от руки в средней части плода, окрашивали спиртовым раствором сафранина в глицерине (для выявления одревеснения оболочек) и раствором хлор—цинк—йод (для выявления целлюлозы), после чего помещали в глицерин-желатину. Рисунки выполнены с помощью рисовального аппарата РА-6. Измерения проводили окуляр-микрометром.

Результаты исследования

Рассмотрим вначале строение семенной кожуры. У всех изученных видов оно весьма однообразно. У *C. brevicollis* (рис. 1, *1*) семенная кожура представлена клетками наружной эпидермы наружного интегумента с тонкой наружной и утолщенными внутренней и боковыми стенками. Под наружной эпидермой располагается волнистый бесструктурный слой светло-коричневого цвета. Рассмотреть в нем отдельные клетки не удается. Такое же строение семенная кожура имеет у *C. digitata*, *C. strigosa*, *C. ursina* и у многих других видов. У некоторых осок, например у *C. vesicaria* (рис. 1, *2*), наружные стенки эпидермальных клеток почти полностью разрушены, а боковые, более утолщенные, сохранились в виде зубцов. Бесструктурный слой такой же, как и у предыдущих видов.

Сравнительно-анатомическое изучение перикарпия осок позволило установить, что общий план строения и расположения в нем тканевых комплексов у всех исследованных видов одинаков. Перикарпий состоит из трех четко выраженных гистологических зон: экзокарпия, мезокарпия, эндокарпия.

Варианты анатомической структуры перикарпия видов рода *Carex*

Подрод, секция, вид	Вариант анатомической структуры
1	2
Subgen. *Indocarex* (Baill.) Kük.	
Sect. *Munda* Kük.	
C. munda Boott	6
C. dissitiflora Franch.	6
Sect. *Polystachyae* Kük.	
C. baccans Nees	6
C. composita Boott	5
Sect. *Indicae* Kük.	
C. polystachya Wahlenb.	3
Subgen. *Carex*	
Sect. *Decorae* (Kük.) Ohwi	
C. pontica Albov	3
Sect. *Frigidae* Meinsh.	
C. alexeenkoana Litv.	3
C. misandra R. Br.	3
C. koshewnikowii Litv.	3
C. macrogyna Turcz. ex Steud.	3
C. regeliana (Kük.) Litv.	2
C. stenocarpa V. Krecz.	3
Sect. *Siderostictae* Ohwi	
C. siderosticta Hance	3
Sect. *Curvulae* Kük.	
C. curvula All.	2
Sect. *Carex*	
C. hirta L.	4
C. atherodes Spreng.	4
C. raddei Kük.	4
C. sordida Van Heurck et Muell. Arg.	5
Sect. *Ampullaceae* (Rouy) Egor.	
C. rhynchophysa C. A. Mey.	4
C. rostrata Stokes	4
C. rotundata Wahlenb.	5
C. vesicaria L.	5
C. mollissima Christ	6
Sect. *Acutiformes* Egor.	
C. acutiformis Ehrh.	5
Sect. *Tumidae* Meinsh.	
C. riparia Curt.	4
C. melanostachya Willd.	4
C. songorica Kar. et Kir.	5
Sect. *Pseudocypereae* Kük.	
C. pseudocyperus L.	6
Sect. *Silvaticae* Rouy	
C. arnellii Christ	5
C. sylvatica Huds.	6
Sect. *Maximae* (Aschers.) Kük.	
C. pendula Huds.	6
C. strigosa Huds.	3
Sect. *Glaucae* Rouy	
C. flacca Schreb.	2
Sect. *Depauperatae* Meinsh.	
C. xiphium Kom.	5
C. michelii Host	1
C. longirostrata C. A. Mey.	5
C. brevicollis DC.	1
Sect. *Paniceae* (Carey) Christ	
C. vaginata Tausch	5
C. panicea L.	5
C. livida (Wahlenb.) Willd.	5
C. laxa Wahlenb.	5
Sect. *Mitratae* Kük.	
C. depressa subsp. *transsilvanica* (Schur) Egor.	2
C. umbrosa subsp. *umbrosa*	3
C. sabynensis Less. ex Kunth	3
C. microtricha Franch.	5
C. caryophyllea Latourr.	2
Sect. *Distantes* (O. Lang) Rouy	
C. distans L.	6
Sect. *Flavae* (Carey) Christ	
C. flava L.	6
C. serotina Mérat	6
Sect. *Halleranae* (Aschers. et Graebn.) Rouy	
C. hallerana Asso	6
Sect. *Digitatae* (Fries) Christ	
C. pediformis C. A. Mey.	6
C. lanceolata Boott	6
C. digitata L.	6
Sect. *Pallescentes* (Carey) Christ	
C. pallescens L.	6
Sect. *Montanae* (Carey) Christ	
C. grioletii Roem.	6
C. globularis L.	6
C. tomentosa L.	5
C. ericetorum Poll.	6
Sect. *Albae* (Aschers. et Graebn.) Kük.	
C. alba Scop.	2
Sect. *Lamprochlaenae* Bailey	
C. relaxa V. Krecz.	6
C. liparocarpos Gaud.	5
C. supina Wahlenb.	5
C. glacialis Mackenz.	5
Sect. *Chartoteuchium* (Boern.) V. Krecz.	
C. coriophora Fisch. et Mey.	3
C. atrofusca Schkuhr	3
Sect. *Chlorostachyae* Meinsh.	
C. sedakowii Meinsh.	3
C. capillaris L.	3
Sect. *Limosae* Meinsh.	
C. limosa L.	5
C. rariflora (Wahlenb.) Smith	3
C. magellanica Lam.	5
Sect. *Atratae* Fries ex Pax	
C. buxbaumii Wahlenb.	5
C. atrata L.	6
C. bicolor All.	5
Subgen. *Kreczetoviczia* Egor.	
Sect. *Graciles* Ohwi	
C. brunnea Thunb.	6
Sect. *Tuminenses* Chang et Yang	
C. ternaria Forst. f.	6
C. tuminensis Kom.	6
Sect. *Forficulae* Raymond	
C. rubrobrunnea C. B. Clarke	3
C. forficula Franch. et Savat	6
C. sadoensis Franch.	6
Sect. *Temnemis* (Raf.) V. Krecz.	
C. paleacea Wahlenb.	3
C. cryptocarpa C. A. Mey.	3
Sect. *Acutae* (Carey) Christ	
C. acuta L.	6
C. nigra (L.) Reichard	6
C. gaudichaudiana Kunth	6
Subgen. *Vignea* (Beauv.) Peterm.	
Sect. *Paniculatae* (Carey) Christ	
C. appropinquata Schum.	3

Подрод, секция, вид	Вариант анатомической структуры	Подрод, секция, вид	Вариант анатомической структуры
1	2	1	2
Sect. *Macrocephalae* Kük.		Sect. *Obtusatae* (Tuckerm.) Mackenz.	
C. macrocephala Willd.	2	*C. obtusata* Liljebl.	1
Sect. *Vignea* Koc		Sect. *Petraeae* (O. Lang) Kük.	
C. arenaria L.	3	*C. rupestris* All.	2
C. brizoides L.	2	Sect. *Callistachys* (Heuff.) Mackenz.	
Sect. *Physodeae* Christ ex Kük.		*C. micropoda* C. A. Mey.	3
C. physodes Bieb.	2	Sect. *Rarae* C. B. Clarke	
Sect. *Cyperoideae* Koch		*C. uda* Maxim.	3
C. bohemica Schreb.	3	Sect. *Cardiopera* V. Krecz.	
Sect. *Ovales* (Kunth) Christ		*C. bucharica* Kük.	3
C. leporina L.	3	Sect. *Scirpinae* (Tuckerm.) Kük.	
Sect. *Canescentes* (Fries) Christ		*C. scirpoidea* Michx.	3
C. cinerea Poll.	3	Sect. *Psyllophora* (Loisel.) Koch	
C. ursina Dew.	3	*C. pulicaris* L.	2
Subgen. *Psyllophora* (Loisel.) Peterm. (=*Primocarex* Kük.)		Sect. *Microcephalae* (H. T. Holm) Kük.	
Sect. *Caryotheca* V. Krecz.		*C. capitata* L.	2
C. phyllostachys C. A. Mey.	1	Sect. *Nardinae* (Tuckerm.) Mackenz.	
Sect. *Orthocerates* Koch		*C. hepburnii* Boott	5
C. microglochin Wahlenb.	3	Sect. *Dioicae* (Tuckerm.) Pax	
C. pauciflora Lightf.	3	*C. dioica* L.	3

Экзокарпий образован одним рядом эпидермальных клеток на поперечном срезе прямоугольной формы, вытянутых в радиальном или тангенциальном направлении. Размеры клеток у разных видов варьируют. На наружных стенках нередко заметна кутикула. Наружные и боковые стенки могут иметь вторичное целлюлозное утолщение. Внутренняя стенка каждой клетки имеет конусовидное утолщение — кремнеземное тело.

Мезокарпий состоит из удлиненных склереид с сильно утолщенными, одревесневшими оболочками, пронизанными поровыми каналами. Число рядов склереид в зависимости от вида колеблется от 2 до 10 (11). Но для каждого вида оно является константным признаком, не зависящим ни от размера плода, ни от местообитания вида. У большинства видов все склереиды ориентированы параллельно продольной оси плода, но у *C. melanostachya* (рис. 3, *4*), *C. hirta*, *C. raddei* и некоторых других видов они расположены в разных направлениях. Клетки, прилегающие к экзокарпию, ориентированы параллельно продольной оси плода, а к эндокарпию — перпендикулярно к ней. На поперечном срезе склереиды могут различаться по форме. У одних видов все склереиды изодиаметрические, у других 1—2 ряда склереид, прилегающих к экзокарпию, вытянуты в радиальном направлении. Количество проводящих пучков в мезокарпии соответствует числу плодолистиков: у трехгранных плодов, образованных тремя плодолистиками, имеются 3 пучка; у двояковыпуклых, образованных двумя плодолистиками — 2 (рис. 2, *1*, *2*). В области прохождения пучков ткань мезокарпия состоит из большего числа клеточных рядов, чем в остальной части перикарпия.

Эндокарпий представлен одним рядом сильно вытянутых волокнообразных клеток с толстыми целлюлозными оболочками. Эти клетки ориентированы перпендикулярно продольной оси плода, поэтому на поперечном срезе их границы не всегда видны. На продольном срезе клетки имеют палисадную форму (рис. 3, *4*). У разных видов строение клеток эндокарпия отличается только размерами и степенью утолщения стенок.

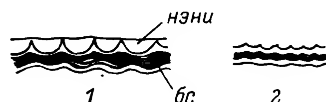


Рис. 1. Строение семенной кожуры видов рода *Carex*.

1 — *C. brevicollis*, *2* — *C. vesicaria*; *нэни* — наружная эпидерма наружного интегумента, *бс* — бесструктурный слой.

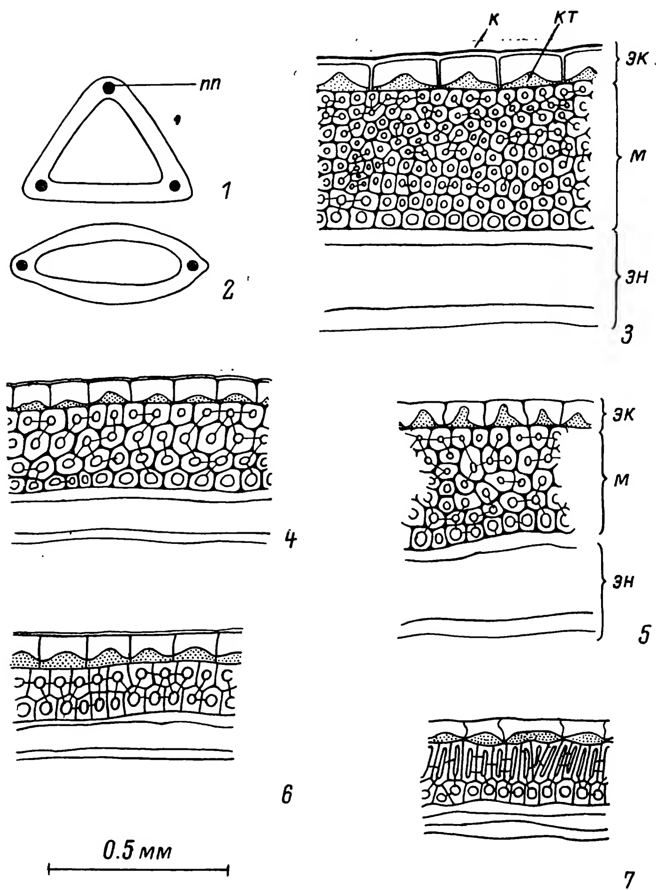


Рис. 2. Строение перикарпия видов рода *Carex*.

1 — *C. hirta*; 2, 7 — *C. acuta*; 3 — *C. phyllostachys*; 4 — *C. capitata*; 5 — *C. macrocephala*; 6 — *C. strigosa*
1, 2 — форма плода на поперечном срезе; 3—7 — поперечные срезы перикарпия. *к* — кутикула, *кт* — кремнеземное тело, *м* — мезокарпий, *пп* — проводящий пучок, *эк* — экзокарпий, *эн* — эндокарпий.

Из сказанного следует, что из трех зон перикарпия наибольшим разнообразием строения характеризуется мезокарпий. Основываясь на совокупности таких его признаков, как число рядов, форма в поперечном сечении и ориентация склереид, мы выявили 6 основных вариантов анатомических структур перикарпия (см. таблицу). Ниже приводятся их характеристика, перечень таксонов, которым свойствен данный вариант, и в качестве примеров описание строения перикарпия одного-двух видов каждого варианта. Следует отметить, что наличие у видов одного варианта перикарпия часто не означает, что все структуры последнего у них одинаковы. Различия могут проявляться в размерах клеток перикарпия, толщине кутикулы и клеточных оболочек. Так, например, *C. hirta* и *C. raddei* имеют один вариант (четвертый) строения перикарпия, но между ними есть различия в строении экзокарпия (клетки последнего у *C. hirta* имеют меньшие размеры по сравнению с таковыми у *C. raddei*) и мезокарпия (у *C. hirta* он состоит из 8—10 рядов мелких склереид, а у *C. raddei* из 5—6 рядов более крупных). По толщине перикарпия эти виды практически не отличаются друг от друга. *C. vesicaria* и *C. supina* также имеют одинаковый (пятый) вариант строения перикарпия. Однако, как и в предыдущем случае, различия проявляются в размерах клеток экзокарпия (у *C. vesicaria* они значительно крупнее, чем у *C. supina*) и в строении мезокарпия, который у *C. vesicaria* сложен 4—6 рядами крупных склереид, а у *C. supina* 6—7 рядами клеток меньших размеров. Перикарпий у *C. vesicaria* намного толще, чем у *C. supina*.

Ниже даем описание вариантов (см. таблицу).

1-й вариант. Плод в поперечном сечении треугольный, с тремя проводящими пучками. Мезокарпий состоит из большого числа (7—9) рядов склереид, ориен-

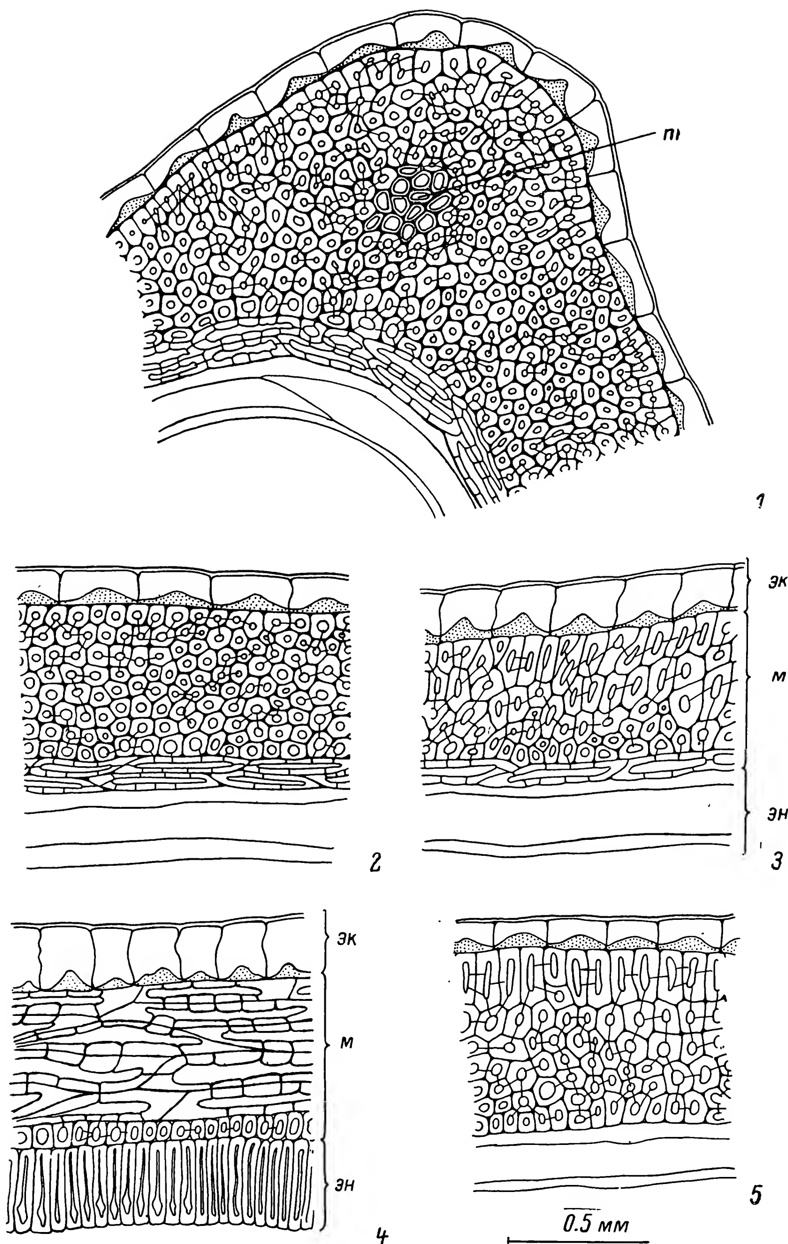


Рис. 3. Строение перикарпия видов рода *Carex*.

1, 2 — *C. hirta*; *3, 4* — *C. melanostachya*; *5* — *C. vesicaria*. *1* — поперечный срез в месте прохождения проводящего пучка; *2, 3, 5* — поперечные срезы перикарпия; *4* — продольный срез перикарпия. Обозначения те же, что и на рис. 2.

тированных параллельно продольной оси плода. На поперечном срезе все склереиды имеют изодиаметрическую форму. Этот вариант свойствен видам секции *Depauperatae* подрода *Carex* и двум секциям подрода *Psyllophora* — *Caryotheca* и *Obtusatae*.

У *C. phyllostachys* (рис. 2, *3*) экзокарпий представлен крупными (26.5×34 мкм), с тонкой кутикулой клетками, вытянутыми в тангенциальном направлении; наружные и боковые стенки клеток утолщены. Мезокарпий состоит из 7—8 рядов склереид, в месте прохождения проводящих пучков — из 11—12. Эндокарпий занимает около $^1/_3$ перикарпия.

2-й вариант. Плоды в поперечном сечении треугольные или двояковыпуклые, с тремя или двумя проводящими пучками. Этот вариант близок к предыдущему,

отличаясь от него меньшим числом (от 4 до 6) рядов склереид. Как и в 1-м варианте, все склереиды ориентированы параллельно продольной оси плода, на поперечном срезе они имеют изодиаметрическую форму. Второй вариант свойствен 12 видам, относящимся к 3 подродам: *Carex* (6 видов из 6 секций), *Vignea* (3 вида из 3 секций) и *Psyllophora* (3 вида из 3 секций).

У *C. capitata* (рис. 2, *4*) экзокарпий образован небольшими (7.4×17 мкм) клетками, вытянутыми в тангенциальном направлении; наружные и боковые стенки незначительно утолщены. Мезокарпий состоит из 4 рядов склереид, в области прохождения проводящих пучков — из 6—7. Эндокарпий составляет около $^1/_3$ перикарпия.

У *C. macrocephala* (рис. 2, *5*) клетки экзокарпия средних размеров (14×25 мкм), вытянутые в тангенциальном направлении, с тонкими стенками. Мезокарпий состоит из 5—6 рядов склереид, в области проводящих пучков — из 7—8. Эндокарпий составляет почти половину перикарпия.

3-й вариант. Плод в поперечном сечении треугольный, с тремя проводящими пучками или двояковыпуклый — с двумя. Мезокарпий состоит только из 2—3 рядов склереид; все они ориентированы параллельно продольной оси плода и на поперечном срезе имеют изодиаметрическую форму. Этот вариант встречается у 32 видов, представляющих 5 подродов осок: *Indocarex* (1 вид), *Carex* (15 видов из 8 секций), *Kreczetoviczia* (3 вида из 2 секций), *Vignea* (6 видов из 5 секций) и *Psyllophora* (7 видов из 6 секций).

У *C. strigosa* (рис. 2, *6*) экзокарпий образован крупными (21×34 мкм) клетками, вытянутыми в тангенциальном направлении, с незначительно утолщенными оболочками. Мезокарпий состоит из 2, редко 3 рядов склереид, в месте прохождения проводящих пучков — из 4. Эндокарпий составляет около $^1/_3$ перикарпия.

4-й вариант. Плоды в поперечном сечении треугольные, с тремя проводящими пучками. Мезокарпий представлен большим числом рядов склереид (5—11). Главной особенностью этого варианта является разная ориентация склереид в мезокарпии. Клетки 4—9 рядов, прилегающих к экзокарпию, ориентированы параллельно продольной оси плода и составляют наружную подзону мезокарпия; 1—2 ряда клеток, граничащих с эндокарпием, ориентированы перпендикулярно продольной оси плода и составляют внутреннюю подзону. Клетки наружной подзоны у разных видов могут различаться по форме. В связи с этим в 4-м варианте нами были выделены два подварианта. На поперечном срезе у 1-го подварианта склереиды наружной подзоны имеют только изодиаметрическую форму, а у 2-го подварианта 1—2 ряда, непосредственно соприкасающиеся с экзокарпием, состоят из клеток, вытянутых в радиальном направлении, остальные клетки изодиаметрические.

1-й подвариант встречается в подроде *Carex* у представителей двух секций — *Carex* и *Tumidae*.

У *C. hirta* (рис. 3, *1*, *2*) экзокарпий представлен крупными (24×44.8 мкм) клетками, вытянутыми в тангенциальном направлении, с незначительно утолщенными оболочками. Мезокарпий образован 8—10 рядами склереид. Наружная подзона слагается из 7—9 рядов склереид, ориентированных параллельно продольной оси плода; все клетки на поперечном срезе изодиаметрические. Внутренняя подзона представлена 1—2 рядами клеток, ориентированных перпендикулярно продольной оси плода. В месте прохождения проводящего пучка число рядов склереид увеличивается до 14 (рис. 3, *1*). Эндокарпий составляет около $^1/_5$ перикарпия.

2-й подвариант встречается также в подроде *Carex*, у представителей секций *Carex*, *Ampullaceae* и *Tumidae*.

У *C. melanostachya* (рис. 3, *3*) экзокарпий состоит из крупных клеток (30×34 мкм), вытянутых в тангенциальном направлении, наружная стенка клеток утолщена, боковые тонкие. Мезокарпий состоит из 5—6 рядов склереид. Наружная подзона представлена 4—5 рядами клеток, ориентированных параллельно продольной оси плода и имеющих на поперечном срезе разную форму: 1—2 ряда образованы склереидами, вытянутыми в радиальном направлении, остальные 3—4 ряда — изодиаметрическими. Внутренняя подзона состоит из 1 ряда клеток, ориентированных перпендикулярно продольной оси плода.

В месте прохождения проводящих пучков имеется до 12 рядов склереид. Эндокарпий составляет около $^1/_4$ перикарпия.

5-й вариант. Плод в поперечном сечении треугольный, редко двояковыпуклый (*C. hepburnii*). Мезокарпий представлен довольно большим числом рядов склереид (4—8), ориентированных параллельно продольной оси плода. На поперечном срезе склереиды различаются по форме. Клетки 1—2 рядов, прилегающих к экзокарпию, вытянуты в радиальном направлении, остальные — изодиаметрические. Этот вариант имеют 23 вида осок, принадлежащих к 3 подродам: *Indocarex* (1 вид), *Carex* (21 вид из 12 секций) и *Psyllophora* (1 вид).

У *C. vesicaria* (рис. 3, *5*) экзокарпий сформирован крупными (17×38 мкм) клетками, вытянутыми в тангенциальном направлении, с незначительно утолщенной наружной стенкой. Мезокарпий представлен 4—6 рядами склереид, из них клетки 1—2 рядов вытянуты в радиальном направлении, остальные — изодиаметрические. В месте прохождения проводящего пучка число рядов склереид 7—8. Эндокарпий составляет около $^1/_4$ перикарпия.

6-й вариант. Плод в поперечном сечении треугольный или двояковыпуклый. Мезокарпий состоит только из 2—3 рядов склереид, ориентированных параллельно продольной оси плода. На поперечном срезе склереиды одного ряда, граничащие с экзокарпием, вытянуты в радиальном направлении, остальные — изодиаметрические. Вариант 6 встречается у 28 видов осок, принадлежащих 3 подродам: *Indocarex* (3 вида из 2 секций), *Carex* (17 видов из 12 секций) и *Kreczetoviczia* (8 видов из 4 секций).

У *C. acuta* (рис. 2, *7*) экзокарпий представлен небольшими (7.8×25 мкм) клетками, вытянутыми в тангенциальном направлении, с тонкими стенками. Мезокарпий состоит из двух, реже — трех рядов склереид. На поперечном срезе 1 ряд представлен клетками, вытянутыми в радиальном направлении, остальные клетки изодиаметрические.

Обсуждение результатов

Результаты нашего исследования анатомического строения семенной кожуры зрелых плодов видов рода *Carex* в основном согласуются с данными предыдущих авторов. Но нам не удалось обнаружить в ней внутреннюю эпидерму внутреннего интегумента, на присутствие которой указывают Shah (1968) и Вовк (1985). Следует заметить, однако, что на приведенном Shah рисунке *C. wallichiana*, единственного исследованного им вида рода *Carex*, клеточная структура внутреннего интегумента не показана.

В зрелых плодах осок семенная кожура очень тонкая, вследствие чего функция защиты зародыша осуществляется перикарпием. Слабое развитие семенной кожуры у видов сем. *Cyperaceae* вполне закономерное, на наш взгляд, явление, обусловленное тем, что плод у них нераскрывающийся. В этой связи редукция спермодермы представляется нам проявлением специализации.

Аналогичное явление отмечено А. А. Алявдиной (1931) для представителей сем. *Cruciferae*. Автор на основании изучения раскрывающихся и нераскрывающихся плодов в пределах этого семейства приходит к выводу, что «по мере развития механической ткани в околоплоднике, т. е. образования из раскрывающихся нераскрывающихся плодов, редуцируется семенная оболочка. . .У видов с твердым околоплодником семенная оболочка особенно нежная и совсем без механической ткани» (с. 94).

Крайне однообразное строение семенной кожуры у осок, варьирующее лишь по степени сохранности и размерам клеток наружной эпидермы наружного интегумента, не дает возможности использовать ее признаки в диагностических целях.

Полученные нами данные по анатомическому строению перикарпия некоторых видов не совпадают с приводимыми в литературе.

Так, например, из описания и рисунка перикарпия *C. vulgaris* (=*C. nigra*), представленных Артюшенко и Коноваловым (1951), следует, что он образован двумя рядами клеток наружной эпидермы, под которыми располагаются 9—10 рядов клеток «типа каменистых», как называют их авторы, и 2 ряда волокнообразных клеток. Как показали наши исследования, анатомическая структура

перикарпия *C. nigra* резко отличается от приведенной Артюшенко и Коноваловым. По всей вероятности, ими был описан перикарпий *C. hirta*. Клетки «типа каменистых» и волокнообразные являются в действительности склереидами, ориентированными в разных направлениях. Кроме того, экзокарпий у осок образован одним рядом клеток, а не двумя, как показано на рисунке в работе этих авторов.

В описании анатомического строения перикарпия *C. hirta*, приведенном Вовк (1985), указывается, что в мезокарпии этого вида число рядов склереид достигает 18, в то время как по нашим данным (см. описание перикарпия *C. hirta*) оно равно 8—10.

Выявленные нами варианты анатомического строения перикарпия обнаруживают между собой определенную взаимосвязь. Так, варианты 1—3 близки между собой. Мезокарпий, свойственный им, имеет однообразное строение, варьируя лишь по числу рядов склереид в зависимости от варианта. Близкими являются также 5-й и 6-й варианты, в мезокарпии которых на поперечном срезе наблюдается дифференциация склереид на изодиаметрические и вытянутые в радиальном направлении. Вариант 4 довольно обособлен от остальных благодаря различной ориентации склереид в мезокарпии. Но его 1-й подвариант имеет общие черты с вариантами 1—3, поскольку все склереиды его наружной подзоны на поперечном срезе изодиаметрической формы, а 2-й подвариант — с вариантами 5 и 6, так как склереиды его наружной подзоны на поперечном срезе разной формы.

4-й вариант анатомического строения перикарпия является самым редким у осок. Он встречается только в подроде *Carex* у некоторых представителей трех относительно близкородственных секций. Наиболее распространен 3-й вариант, отмеченный у видов пяти подродов осок. Остальные варианты встречаются у 2—3 подродов. По подродам варианты распределяются следующим образом. В подроде *Indocarex* имеются 6-й, редко 3-й и 5-й варианты, в подроде *Carex* — 3—6-й, редко 1-й и 2-й варианты, в подроде *Kreczetoviczia* — 6-й, реже 3-й варианты, в подроде *Vignea* — 2-й и 3-й и в подроде *Psyllophora* — 1—3-й варианты, иногда 5-й.

Перейдем теперь к эволюционной оценке анатомических структур рассмотренных вариантов перикарпия. Мы придерживаемся мнения ряда авторов (Алявдина, 1931; Меликян, Мурадян, 1975; Сафина, 1976; Чернева, Шурухина, 1979), считающих показателем примитивности перикарпия и семенной кожуры наличие в них большого числа слоев клеток, не дифференцированных или слабо дифференцированных на ткани, а признаками специализации — сокращение числа слоев клеток и большую их дифференциацию на ткани. Основываясь на данных критериях, наиболее примитивным, исходным, или близким к нему следует считать 1-й вариант перикарпия, а наиболее продвинутым — 6-й. С большей долей вероятности можно предположить, что из перикарпия 1-го варианта в процессе эволюции возникли все остальные варианты. Так, в результате уменьшения числа рядов склереид образовались 2-й и 3-й варианты перикарпия. Путем дифференциации склереид по форме на поперечном срезе и их ориентации в мезокарпии, но без уменьшения числа рядов из перикарпия 1-го варианта сформировался 4-й вариант. Варианты 5 и 6 возникли в результате двух процессов: уменьшения рядов склереид и дифференциации последних по форме в поперечном сечении. Не исключено, однако, что два последних варианта перикарпия могли образоваться также и из 4-го в процессе полной редукции клеток нижней подзоны мезокарпия, дифференциации склереид верхней подзоны и уменьшения числа их рядов. На возможность такого пути указывает наличие в секции *Ampullaceae* видов с перикарпиями вариантов 4—6, причем относительно примитивные виды *C. rhynchophysa* и *C. rostrata* имеют перикарпии 4-го варианта, а более продвинутые *C. vesicaria*, *C. rotundata* и *C. mollissima* — 5-го и 6-го вариантов. Аналогичная картина наблюдается и в секции *Tumidae*, где более продвинутый вид *C. songorica* имеет 5-й вариант перикарпия, а более примитивные *C. riparia* и *C. melanostachya* — 4-й вариант. Следует заметить, что первый, самый примитивный вариант анатомической структуры перикарпия имеют далеко не самые примитивные представители рода *Carex*. Он отмечен в подроде *Carex* у двух видов секции *Depauperatae* — *C. brevicollis* и *C. michelii*

и в подроде *Psyllophora* у *C. phyllostachys* и *C. obtusata*. Подрод *Psyllophora* является самой специализированной группой осок, а секция *Depauperatae* принадлежит к числу относительно продвинутых секций подрода *Carex*. Шестой (наиболее специализированный) вариант перикарпия свойствен наиболее продвинутым, как правило, видам подрода *Carex*, почти всему более специализированному по сравнению с последним подроду *Kreczetoviczia*, а также самому примитивному среди осок подроду *Indocarex*. Наличие примитивного перикарпия у некоторых продвинутых в отношении внешней морфологии групп и, наоборот, продвинутого у примитивного подрода *Indocarex*, по всей вероятности, может быть объяснено проявлением гетеробатмии. Следствием ее является, по-видимому, и отсутствие специализированных вариантов перикарпия (5-го и 6-го) у наиболее продвинутых подродов осок *Vignea* и *Psyllophora*. В подроде *Carex*, где, как было отмечено выше, представлены все варианты перикарпия, эволюционный уровень последнего в основном согласуется с таковым у внутриподродовых подразделений и видов, установленным на основании признаков внешней морфологии.

Рассмотрим вопрос о том, сколько вариантов анатомического строения перикарпия может быть в пределах различных секций осок. В основном виды одной секции (см. таблицу) имеют один вариант анатомической структуры перикарпия (почти все секции подрода *Kreczetoviczia*, секции *Paniceae*, *Distantes*, *Flavae*, *Digitatae*, *Chlorostachyae*) или два близких варианта (секции *Frigidae*, *Silvaticae*, *Lamprochlaenae*, *Atratae* и другие). Но в 5 секциях (*Tumidae*, *Ampullaceae*, *Maximae*, *Depauperatae* и *Mitratae*) обнаружены два, не являющихся близкими, варианта; иногда может быть и третий, близкий к одному из них. В секции *Carex*, например, *C. hirta*, *C. atherodes* и *C. raddei* имеют 4-й вариант перикарпия, а *C. sordida* — 5-й. Эти виды разделены в системе на 2 подсекции, но наличие у *C. sordida* иного варианта перикарпия может служить основанием для выделения его в особую подсекцию. Кроме того, присутствие у этого вида более продвинутого варианта перикарпия согласуется и с его большей эволюционной продвинутостью по сравнению с остальными названными видами. Далее, в секции *Ampullaceae* встречаются 3 варианта околоплодника: 4-й — у *C. rhynchophysa* и *C. rostrata*, 5-й — у *C. rotundata* и *C. vesicaria*, 6-й — у *C. mollissima*. Первые 2 вида более обособлены от остальных и примитивнее, что хорошо коррелирует с присутствием у них обособленного и более примитивного варианта перикарпия. Анатомия околоплодников *C. rostrata* и *C. rotundata* показывает, что эти виды не являются близкородственными, как было принято считать (последний вид рассматривался иногда в качестве подвида — *C. rostrata* subsp. *rotundata* (Wahlenb.) Kük.). В секции *Tumidae* относительно родственные виды *C. riparia* и *C. melanostachya* имеют 4-й вариант перикарпия, а обособленный от них и, возможно, эволюционно более продвинутый *C. songorica* — 5-й. В секции *Mitratae* обнаружены 3 варианта околоплодника — 2, 3 и 5-й. Следует заметить, что ее представители *C. caryophyllea* и *C. microtricha*, считавшиеся близкими видами (второй из них даже рассматривается японскими авторами как разновидность первого), имеют разные, но не близкие варианты околоплодника — соответственно 2-й и 5-й. Высказать какие-либо соображения в отношении эволюционных уровней этих видов на основании морфологических признаков не представляется возможным. Но если судить по анатомическому строению перикарпия, *C. caryophyllea* следует считать более примитивным.

Во многих случаях виды той или иной секции, имеющие определенный вариант перикарпия, обнаруживают отличия по некоторым его признакам. Так, в секции *Frigidae* довольно близкие виды *C. macrogyna* и *C. alexeenkoana* хорошо отличаются по строению экзокарпия, который у первого вида имеет крупные клетки с утолщенными верхними оболочками и кутикулу, а у второго — клетки среднего размера, с тонкими оболочками, без кутикулы. Различия в строении перикарпия наблюдаются и между другими видами этой секции. По размерам клеток экзокарпия хорошо отличаются виды секции *Lamprochlaenae* — *C. liparocarpos* и *C. supina* (у первого вида клетки крупные, у второго более мелкие). В секции *Ampullaceae* виды *C. vesicaria* и *C. rotundata* обнаруживают полное сходство по строению экзокарпия, но различаются клетками, расположенными под проводящим пучком: у обоих видов эти клетки крупные,

но у *C. vesicaria* они вытянуты в тангенциальном направлении, а у *C. rotundata* изодиаметрические. Размерами клеток экзокарпия и размерами и формой клеток, окружающих проводящий пучок, различаются виды секций *Montanae* и *Acutae*. Примеры подобного рода можно было бы продолжить. Вместе с тем виды некоторых секций, например *C. canescens* и *C. ursina* (секция *Canescentes*), *C. pauciflora* и *C. microglochin* (секция *Orthocerates*), обнаруживают полное сходство всех анатомических структур перикарпия. Заметим, что аналогичное явление может наблюдаться вследствие конвергенции у весьма далеких по родству видов, принадлежащих к разным секциям и даже подродам. Одинаковое строение перикарпия имеют, например, *C. livida*, *C. bicolor*, *C. microtricha* и *C. composita* — виды двух подродов и четырех секций, *C. sedakowii* и *C. bostrychostygma*, *C. flava* и *C. digitata*, *C. sylvatica* и *C. nigra* — виды неродственных секций подрода *Carex*.

Данные анатомического строения перикарпия могут быть использованы для решения спорных вопросов, касающихся систематического положения видов. Так, например, наличие у *C. alba* перикарпия 2-го варианта может служить аргументом в пользу выделения видов родства *C. alba* в особую секцию *Albae*. Некоторые авторы включают их в секцию *Lamprochlaenae*, представители которой *C. supina*, *C. liparocarpos* и другие имеют 5-й и 6-й анатомические варианты перикарпия. *C. laxa* одни авторы помещают в секцию *Limosae*, с видами которой у него габитуальное сходство, другие — в секцию *Paniceae*. Виды обеих секций имеют один вариант перикарпия (5-й). Но по размерам клеток экзокарпия, числу рядов склереид в мезокарпии между проводящими пучками и в области пучков *C. laxa* ближе к представителям секции *Paniceae*. *C. mandshurica* включается либо в секцию *Anithista* (=*Tumidae*), либо в *Montanae*. Наличие у этого вида 6-го варианта анатомической структуры перикарпия говорит в пользу отнесения его в секцию *Montanae*, виды которой имеют такой же вариант перикарпия, а не в *Tumidae*, где присутствуют 4-й и 5-й варианты. Различия в анатомии перикарпия могут служить дополнительным основанием для признания видовой самостоятельности таксонов, что было показано выше на примерах *C. rostrata* и *C. rotundata*, *C. caryophyllea* и *C. microtricha*. Различия в строении перикарпия обнаруживают также *C. atherodes* и *C. raddei* (см. описание 4-го варианта перикарпия). Последний вид иногда рассматривают в качестве подвида или разновидности первого или даже отождествляют с ним.

В заключение рассмотрим вопрос о связи анатомической структуры перикарпия с экологией видов. Как известно, плод осок заключен в особый замкнутый орган — мешочек, стенки которого имеют разные толщину и консистенцию. Мешочки защищают плоды от неблагоприятных воздействий среды и способствуют их распространению. По-видимому, благодаря наличию мешочков явную зависимость структуры перикарпия от экологических условий не всегда можно обнаружить. Так, например, одни бореальные виды-гигрофиты *C. rostrata* и *C. rhynchophysa* имеют многослойный мезокарпий, в то время как другие — *C. pseudocyperus* и *C. acuta* — двух-трехслойный. Заметим, что двух-трехслойный мезокарпий свойствен и степному ксерофиту *C. relaxa*. Но у двух других родственных ему видов *C. supina* и *C. liparocarpos*, также степных ксерофитов, механическая ткань представлена 6—7 рядами склереид. Кутикулы у этих трех видов нет. Между тем она имеется у бореальных видов — мезофильного *C. leporina* и гигрофильного *C. aquatilis*. Среди изученных видов заметную связь с экологическими условиями обнаруживает перикарпий *C. physodes*, обитающего в песчаных пустынях Средней Азии. Мезокарпий его состоит из 5—6 рядов склереид, клетки экзокарпия имеют утолщенные оболочки и кутикулу. Аналогичные особенности свойственны и экзокарпию некоторых представителей подрода *Indocarex*, обитающих в муссонных лесах Юго-Восточной Азии, где периоды дождей сменяются периодами засухи.

ЛИТЕРАТУРА

Алявдина А. А. Значение анатомии плодов и семян для систематики сем. *Cruciferae*. — Журн. Русск. бот. о-ва, 1931, т. 16, № 1, с. 85—99. — *Артюшенко З. Т., Коновалов И. Н.* Морфология плодов типа орех и орешек. — Тр. Бот. ин-та АН СССР, сер. 7, Морфология и анатомия растений, 1951, вып. 2, с. 170—192. — *Вовк А. Г.* Сем. *Cyperaceae*. — В кн.: Сравнительная анатомия семян. Однодольные. Т. 1. Л.: Наука, 1985, с. 163—166. — *Егорова Т. В.*

Осоки СССР. Виды подрода *Vignea*. М.; Л.: Наука, 1966. 266 с. — *Егорова Т. В.* Система и конспект подрода *Carex* европейской части СССР. — Новости сист. высш. раст., 1972, т. 9, с. 64—95. — *Егорова Т. В.* Сем. *Cyperaceae*. — В кн.: Флора европейской части СССР. Т. 2. Л.: Наука, 1976, с. 83—219. — *Кондратенко Б. С.* Морфология плодов и семян осоки парвской (*Carex brevicollis* DC.). — Сб. науч. работ ВНИИ лекарств. растений, 1973, вып. 5, с. 210—211. — *Макарова З. И.* О значении анатомического строения околоплодника для систематики трибы *Nepetae* сем. *Labiatae*. — Бот. журн., 1967, т. 52, № 1, с. 33—41. — *Меликян А. П., Мурадян Л. Г.* Основные направления эволюции перикарпия и спермодермы в подтрибе *Chrysantheminae* (*Asteraceae*). — Бот. журн., 1975, т. 60, № 8, с. 1123—1139. — *Рожановский С. Ю.* Анатомические особенности строения семян осок *Carex physodes* M. B. и *C. pachystylis* Gay. — Узб. биол. журн., 1960, № 1, с. 27—34. — *Сафина Л. К.* Карпоанатомические исследования ферул (*Ferula* L.) и возможные пути эволюции перикарпия. — В кн.: Материалы V Москов. совещ. по филогении раст. Секц. ботан. М.: Наука, 1976, с. 151—152. — *Сафина Л. К., Пименов М. Г.* Карпологические особенности видов рода *Ferula* подрода *Peucedanoides* (*Apiaceae*) в связи с систематикой рода. — Бот. журн., 1983, т. 68, № 6, с. 730—739. — *Чернева О. В., Шурухина Е. А.* Анализ анатомических структур покровов семянки рода кузиния (*Cousinia* Cass., *Asteraceae*). — Бот. журн., 1979, т. 64, № 12, с. 1738—1749. — *Kraus G.* Ueber den Bau tronkner Pericarpien. — Jb. Wiss. Bot., Leipzig, 1866—1867, S. 83—126. — *Marek S.* Studia nad anatomią owoców europejskich rodzajów podrodzin: *Scirpoideae* Pax, *Rhynchosporoideae* Aschers. et Graebner i części *Caricoideae* Pax. — Monogr. bot., 1958, vol. 6, s. 151—177. — *Netolitzky F.* Anatomie der Angiospermen-Samen. Handb. Pflanzenanat. Berlin, 1926. Abt. 2, Tl 2, Bd 10. 364 S. — *Shah C. K.* Development of pericarp and seed coat in the *Cyperaceae*. — Nat. Canad., 1968, vol. 95, N 1, p. 39—48. — *Toivonen H., Timonen T.* Perigynium and achene epidermis in some species of *Carex* subg. *Vignea* (*Cyperaceae*), studied by scanning electron microscopy. — Ann. Bot. Fenn., 1976, vol. 13, p. 49—59. — *Wilczek E.* Beiträge zur Kenntniss des Baues der Frucht und des Samens der Cyperaceen. — Bot. Zentralbl., 1892, Bd 51, N 5—9, S. 129—138, 193—201, 225—233, 257—265.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград,
Ленинградский государственный
педагогический институт им. А. И. Герцена.

Получено 10 XII 1985.

SUMMARY

The comparative anatomical analysis of pericarp of 106 species of the genus *Carex* (representing all the subgenera and 54 sections of the genus) has been carried out. In 38 species seed coat has also been explored. The seed coat is formed by the remains of integuments and has monotonous structure which makes impossible the usage of its characters in diagnosis. Six general variants of pericarp anatomy are distinguished and the ways of its evolution are proposed. The evolutional level of pericarp does not always correspond with that of the genus subdivisions established on the basis of their external morphological characters. The distribution of pericarp anatomical variants in *Carex* sections is discussed. The examples of the application of pericarp anatomical data to the taxonomy of the genus are given.

УДК 581.5+581.1

Ю. Л. Цельникер

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ФИЗИОЛОГИЯ И ЕЕ СВЯЗЬ С ДРУГИМИ НАУКАМИ

YU. L. TSEL'NIKER. ECOLOGICAL PLANT PHYSIOLOGY AND ITS CONNECTION WITH OTHER SCIENCES

Обзор становления экологической физиологии и ее современного состояния. Рассматриваются главные задачи экологической физиологии — изучение обмена веществ и энергии между растениями и средой, частным проявлением которого служит продуктивность фитоценоза, и изучение путей адаптации растений к условиям существования. Для решения этих задач необходимо получение функциональной характеристики растений. Эколого-физиологические исследования совместно с характеристикой условий среды обитания дают возможность, с одной стороны, объяснить расселение растений, их выживание в различном климате, а также взаимоотношения разных видов внутри фитоценозов, что является задачей геоботаники, фитоценологии и др. С другой стороны, эколого-физиологические исследования — отправная точка для изучения механизмов физиологических процессов, которыми занимаются физиология, биохимия и цитология. Наряду с этим функциональная характеристика растений является диагностическим показателем в исследованиях по фитопатологии, генетике и селекции.

Последние 20—25 лет характеризовались значительными изменениями в направлениях исследований и методических подходах в физиологии растений. Многие физиологи «ушли» от изучения целого растения в природе в область изучения субклеточных фрагментов растений в искусственной среде. С другой стороны, в недрах традиционной физиологии растений оформилось особое направление, получившее название «экологической физиологии». Значение исследований в этой области со временем увеличивается, так как в условиях всевозрастающего давления человека на среду обитания именно эти исследования служат основой для разработки рациональных мероприятий по сохранению природной среды, поэтому сейчас представляется целесообразным и своевременным обсуждение задач, стоящих перед экологической физиологией, и ее связи с другими науками.

Наиболее крупным ученым в области экологической физиологии растений в нашей стране был О. В. Заленский. Он и его сотрудники в своих статьях неоднократно формулировали задачи и принципы эколого-физиологических исследований применительно к изучению газообмена CO_2 и разработали систему необходимых показателей (Заленский, 1956, 1982; Вознесенский, 1977; Семихатова, Заленский, 1979). В действительности применимость этих принципов гораздо шире. Многие положения настоящей статьи как бы подытоживают достижения этой научной школы.

Необходимость физиологических исследований для объяснения явлений, наблюдаемых ботаниками и специалистами в области ботанической географии, была осознана уже в ранний период развития этих наук. Так, на рубеже XIX и XX веков, в 1898 г., в предисловии к первому изданию своего капитального труда «Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage» A. Schimper писал: «Экологическая география растений может сделать новые открытия, только оставаясь в тесном контакте с экспериментальной физиологией, которая в эксперименте может точно регулировать жизненные условия» (цит. по: Schimper, Faber, 1935 : 2). В это же время вышел в свет второй капитальный труд «Physiologische Pflanzenanatomie» (Haberland, 1909). В первой трети XX в. были проведены исследования В. Н. Любименко (1909) по теневыносливости растений,

Н. А. Максимова — по холодостойкости (1913) и засухоустойчивости (1926), в которых гармонично сочетались изучение жизнедеятельности растений в природных условиях с анализом механизмов исследуемых процессов, осуществленном на основе лабораторных экспериментов.

В 20—40-е годы был проведен ряд наблюдений за протеканием отдельных физиологических процессов в естественных условиях — это работы С. П. Костычева с сотрудниками (Костычев, Кардо-Сысоева, 1930; Костычев и др., 1930) по изучению дневной динамики фотосинтеза растений в разных климатических зонах, Л. А. Иванова и Н. Л. Коссович (1930, 1932) по фотосинтезу древесных растений, Т. А. Красносельской-Максимовой (1917) и В. А. Бриллиант (1925). К концу данного периода относится и появление первых работ О. В. Заленского (1940, 1941).

Таким образом, на этом этапе развития физиологии растений было сделано довольно много в области экологической физиологии и были определены ее основные направления. Однако изучение зависимости физиологических процессов от внешних условий, чем в то время уже занималась экологическая физиология, не могло быть строго количественным, вследствие того что методы полевых физиологических исследований были чрезвычайно трудоемкими и не позволяли получать достаточного количества данных для математического анализа, а также потому, что климатология не умела корректно измерять внешние условия. Не было также предложено и термина «экологическая физиология».

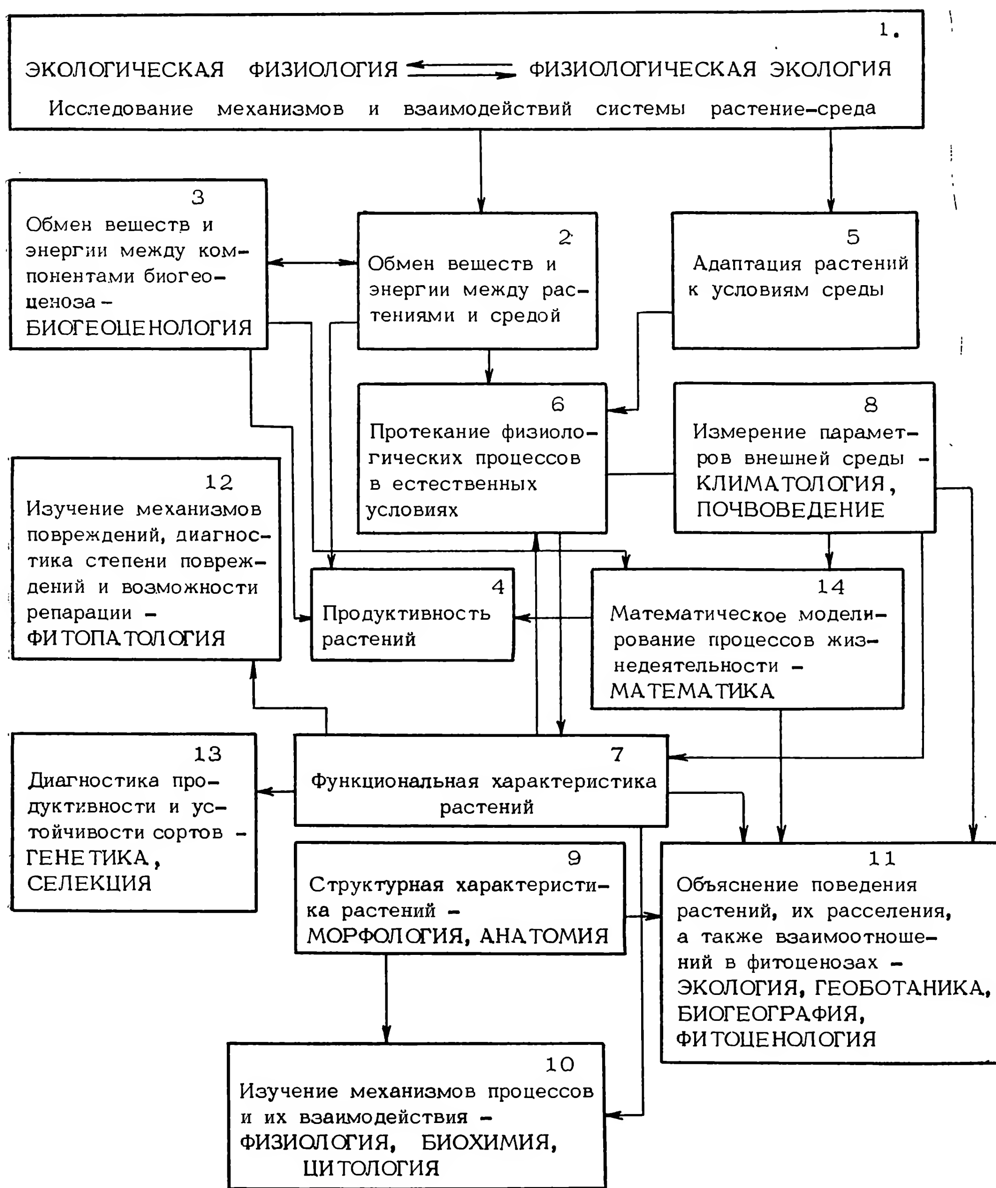
Резкое изменение направления физиологических исследований произошло в 50-е годы, когда с разработкой методов выделения активных субклеточных органелл и усовершенствованием методов химического разделения и анализа различных органических соединений появилась возможность тонкого и углубленного изучения физиологических процессов в более простых системах, чем целое растение, и в строго контролируемых условиях среды. В 60—70-е годы эта ветвь физиологии получила наиболее мощное развитие и это направление стало главным путем физиологических исследований. Это привело к отделению от общей физиологии растений экологической физиологии. В то время многим казалось, что исследованием жизнедеятельности растений в природных условиях занимаются лишь те, кто не поспевает за прогрессом общей физиологии, что в общем русле физиологии экологические исследования — это старица, которая скоро превратится в стоячее болото. Однако этого не произошло.

Сейчас, когда бум исследований in vitro прошел, стало ясно, что многие процессы в субклеточных системах протекают иначе, чем в целом организме. Кроме того, целый ряд проявлений жизнедеятельности, в особенности явления адаптации к условиям обитания, могут быть объяснены только на уровне целого организма и его связи со средой обитания. За это время благодаря усовершенствованию методов исследования, появлению автоматических высокопроизводительных приборов, позволяющих осуществлять мониторинг физиологических процессов и получать массовый материал, доступный для статистической обработки, экологическая физиология очень сильно прогрессировала. Активизации работ в этом направлении способствовали исследования по Международной биологической программе, главной задачей которых было изучение продуктивности растений разных климатических зон земного шара. Наконец, толчком к возобновлению интереса к изучению физиологии дикорастущих растений послужило обнаружение видов с различными путями фотосинтетического метаболизма углерода.

В связи с этим O. Björkman в 1973 г. писал: «Начался ренессанс в области физиологической экологии. В следующем десятилетии будут сделаны большие успехи в этой области» (с. 2). Он оказался прав. В новом издании «Encyclopedia of plant physiology» (1975—1986) из 22 томов, которые уже вышли, 4 тома посвящены экологической физиологии. О большом объеме и разнообразии эколого-физиологических исследований за последние 10 лет свидетельствует также обзор Б. И. Гуляева (1984).

Термин «экологическая физиология», или «физиологическая экология» впервые употребил W. Billings в 1957 г., причем он сам и последующие авторы считали эти термины синонимами. На самом деле между ними есть разница,

Схема связей экологической физиологии с другими науками



хотя границы обеих наук размыты, а при решении ряда конкретных вопросов эту границу вообще трудно провести.

Для более наглядного представления о задачах экологической физиологии и ее связи с другими науками мы составили схему и все дальнейшее изложение является объяснением этой схемы.

Наиболее общая формулировка проблем экологической физиологии, пригодная также и для физиологической экологии, дана W. Larcher (1980). Основная проблема состоит в исследовании механизмов и взаимодействий системы растение—среда (1, см. схему). Более конкретно эти взаимодействия могут быть выражены прежде всего в обмене веществ между растениями и средой (2). Это частный случай взаимодействий компонентов внутри более сложной системы — биогеоценоза (Сукачев, 1964), и отсюда задача изучения такого обмена является одновременно задачей как экологической физиологии, так и биогеоценологии (3). В свою очередь частным случаем проявления обмена веществ и энергии в системе растение—среда является продуктивность растений в местах про-

израстания (4). Важное практическое значение изучения продуктивности заставляет особо выделить этот вопрос как самостоятельный.

Другой аспект взаимодействий между растениями и средой — адаптация растений к условиям среды (5). Ее изучение является еще одной важной задачей экологической физиологии. Изучение адаптации к условиям существования включает исследование как выносливости вида к вредным воздействиям — засухе, жаре, морозу, атмосферным загрязнениям и другим явлениям, так и структурно-функциональных перестроек, ведущих к увеличению устойчивости и жизнеспособности в конкретных условиях произрастания. Поскольку вопрос, хорошо или плохо для жизнедеятельности растений в этих условиях то или иное его свойство, можно решить только на организменном уровне, все эколого-физиологические исследования должны начинаться именно с этого уровня.

Решение стоящих перед экологической физиологией задач производится различными методами. Изучение обмена веществ между растениями и средой возможно путем мониторинга протекания физиологических процессов в естественных условиях (6) с параллельными измерениями параметров внешней среды (8). Это дает возможность оценить качественно и количественно суммарную величину обмена, а также его суточный и сезонный ритмы. Однако для анализа наблюдающихся закономерностей этого недостаточно. Для того чтобы сравнивать между собой различные растения, произрастающие в разных условиях, необходимо знать, зависит ли различие между полученными результатами от различий условий, в которых производились измерения, или от свойств самих растений. Иными словами, необходима функциональная характеристика растений (7). Основой ее служат три показателя:

1) потенциальная возможность (способность) процесса, которая измеряется в стандартных, максимально благоприятных условиях;

2) зависимость процесса от ведущих факторов среды (например, интенсивности света и концентрации CO_2 для фотосинтеза, а также температуры и оводненности растения и т. п.). Выбор факторов среды может быть различным в зависимости от условий и конкретной задачи исследования;

3) лабильность (пластичность) растения, т. е. степень изменения процесса при выращивании растения при контрастных условиях среды. Чтобы это было более понятным, уместно вспомнить различие между световыми кривыми фотосинтеза у световых и теневых листьев одного и того же растения. Диапазон различий этих кривых по ряду показателей (положению точки насыщения, уровню плато и другим) является характеристикой вида и указывает на его возможность адаптироваться к световым условиям места обитания.

Функциональная характеристика растений может быть получена двумя способами: путем математической обработки результатов массовых измерений интенсивности физиологических процессов и параметров внешней среды в местах обитания растений (статистические или экологические зависимости), т. е. в тесном содружестве физиологов, климатологов и почвоведов (8) и лабораторным экспериментом. В последнем случае путем составления эмпирической математической модели процесса может быть вычислен и ход этого процесса в естественных условиях при разнообразном сочетании факторов внешней среды.

Получение функциональной характеристики изучаемых растений является центральным звеном эколого-физиологических исследований. Эта характеристика может быть затем использована для разнообразных целей.

С одной стороны, функциональная характеристика растений совместно с их структурной характеристикой, полученной в ходе морфологических и анатомических исследований (9), может служить в качестве первоначальной информации для более глубокого изучения физиологического механизма процесса. Примером этого является изучение путей фотосинтетического метаболизма углерода у растений пустынь и тундр Заленским с сотрудниками. Лишь благодаря тесной связи эколого-физиологических, анатомических и биохимических исследований в настоящее время создалось достаточно полное представление о путях этого метаболизма и их адаптивном значении.

Углубленные исследования механизма физиологических процессов, как правило, проводятся на тканевом, клеточном и субклеточном уровнях и служат для решения задач физиологии и биохимии (10). Большой вклад в их решение, особенно в изучение механизмов устойчивости, может дать сочетание эколого-физиологических и цитологических исследований, как это можно видеть на примере работ В. Я. Александрова и его школы. Об этом свидетельствует даже появление термина «цитоэкология» (Tischler, 1937, цит. по: Библь, 1965).

С другой стороны, функциональная характеристика растений важна для объяснения их поведения, расселения и выживания, а также взаимоотношений в фитоценозах (11). Именно эта задача была выдвинута в качестве главной задачи физиологической экологии в предисловии к разделу «Экологическая физиология» энциклопедии по физиологии растений (Lange e. a., 1981). Сравнение физиологических характеристик и протекания физиологических процессов у растений разных климатических зон, разных жизненных форм и экотипов ведет к пониманию путей их адаптации к условиям среды и к совместному существованию в фитоценозах. У разных видов эти пути могут быть различными: одни растения благодаря мощному развитию корней и листьев быстро захватывают жизненное пространство и оказываются наиболее конкурентоспособными в благоприятных условиях среды, но вследствие низкой устойчивости к неблагоприятным факторам не могут существовать в более суровых условиях. Другие с замедленным протеканием физиологических процессов и медленным ростом оказываются наиболее устойчивыми при стрессах, и поэтому успешно существуют либо в худших местообитаниях, либо занимая подчиненное положение в фитоценозах в лучших местообитаниях. Наконец, третьи имеют преимущество благодаря быстрому прохождению своего жизненного цикла и возможности в короткий срок приступать к плодоношению, давая обильные семена. Они, как правило, являются пионерами при заселении новых территорий, но впоследствии уступают место другим, более конкурентоспособным. Благодаря различию в стратегии поведения разных видов они занимают временные и пространственные ниши в фитоценозах. Этим также объясняется последовательная смена одних видов другими в сукцессиях. Классификация растений по стратегии их поведения была дана в 1938 г. Л. Г. Раменским, а затем в 1979 г. — J. P. Grime, причем последний считал одним из наиболее плодотворных методов изучения стратегии поведения видов сравнительно-физиологический. Успешное применение этого метода можно продемонстрировать на примере работ Т. К. Горышиной, изучавшей структурно-функциональную характеристику эфемероидов (1969), а впоследствии — растений разных ярусов дубового леса (1975).

Таким образом, в этом случае эколого-физиологические исследования служат для решения задач, стоящих перед экологией, геоботаникой, биогеографией и фитоценологией (11). При этом изучение, начинаясь с организменного уровня, переходит на уровень более сложной организации — анализа состава и структуры фитоценозов разных климатических зон. Именно в том, для каких целей используются данные, полученные в ходе физиологических исследований, и состоит различие между экологической физиологией и физиологической экологией: в первом случае исследования ведут к решению физиологических и биохимических задач, а во втором — экологических и ботанических, тогда как объекты и методы изучения в обоих случаях не различаются.

Различие подходов авторов к предмету изучения ярко выявляется при сравнении высказываний Заленского и американского ученого H. Mooney. Оба автора занимались одним и тем же: изучали фотосинтез у растений тундр и пустынь, но точка зрения их на задачи этой работы была различной. Так, Заленский (1977) писал: «Естественная экологическая обстановка и естественное видовое разнообразие растений предоставляют такие возможности изменения условий, которые немыслимы даже в самых изощренных опытах с применением ультрасовременных фитотронов» (с. 48); Mooney (1972) отмечал: «Ответы на вопросы „почему некоторые растения более успешны, чем другие в данной среде?“, „почему одни экосистемы более продуктивны, чем другие?“ лежат в большой степени в понимании основных взаимоотношений между средой и фотосинтетической способностью» (с. 455).

Границей между экологической физиологией и физиологической экологией может служить также уровень исследований: в первом случае он спускается от организменного на уровень более простых систем — тканей, клеток и субклеточных органелл, а во втором поднимается на уровень более сложный — изучения совокупности растений в фитоценозах.

Наряду с двумя указанными выше главными путями использования функциональной характеристики растений возможны еще и другие, связывающие эколого-физиологические исследования с фитопатологией (12), а также с генетикой и селекцией (13). В первом случае функциональная характеристика растений и ее изменения под влиянием стресса или патогенных агентов помогают понять механизм повреждения растений. Она может служить также в качестве диагностического признака для определения степени повреждения и возможности последующей репарации. Этот путь исследований был использован в работах Г. И. Гирс (1982) при изучении деревьев, поврежденных пожарами и насекомыми.

Широкое применение эколого-физиологических методов в селекционно-генетических работах связано с тем, что физиологические характеристики сортов часто коррелируют с рядом полезных для человека свойств — например с высокой урожайностью или устойчивостью сорта, поэтому эколого-физиологические показатели используются в работах по селекции не только культурных растений, например хлебных злаков (Кумаков, 1982; Быков, Зеленский, 1982), но и древесных растений на газоустойчивость.

Одной из центральных проблем экологической физиологии, на которой сходятся интересы и физиологов, и ботаников, является проблема изучения продуктивности растений (4). С одной стороны, это разработка теории фотосинтетической продуктивности, а с другой — изучение первичной продуктивности различных фитоценозов, как естественных, так и искусственных, имеющее большую практическую ценность. В связи с этим целесообразно несколько подробнее остановиться на состоянии данного вопроса.

Разработка теории фотосинтетической продуктивности интенсивно ведется в нашей стране в последние 30 лет А. А. Ничипоровичем (1982), и в этом направлении достигнуты большие успехи. Однако и в настоящее время отдельные разделы этой теории разработаны не в одинаковой степени. Как известно, имеются три основных параметра, от которых зависит продукция органического вещества растения: фотосинтез, дыхание и масса фотосинтезирующих и нефотосинтезирующих органов (Иванов, 1941). До недавнего времени основное внимание при изучении продуктивности растений уделялось фотосинтезу, хотя уже в ранних исследованиях этого направления было установлено, что половина и более синтезированного вещества расходуется на дыхание. В последние два десятилетия работы по изучению дыхания в связи с исследованиями продуктивности и у нас в стране, и за рубежом активизировались. Появились новые подходы к изучению этого процесса. Было установлено, что дыхание ассимилирующих органов на свету и в темноте неодинаково: с одной стороны, на свету идет фотодыхание, интенсивность которого гораздо выше, чем интенсивность темнового дыхания. Оно имеет другой химизм, а физиологическая роль его до конца не понята; с другой, — во время протекания процесса фотосинтеза темновое дыхание может ингибироваться (Заленский, 1977; Семихатова, Заленский, 1982).

Дыхание неассимилирующих органов исследовано еще меньше, чем ассимилирующих. Большим шагом вперед в этом направлении было разделение дыхания на две составляющие: дыхание роста и дыхание поддержания (McCree, 1970; Penning de Vries, 1975). Считалось, что дыхательные затраты на рост пропорциональны количеству вещества, ассимилированного при фотосинтезе. Сейчас выясняется, что ассимиляты могут использоваться на рост не непосредственно, а в ряде случаев рост идет за счет пула накопленных ранее ассимилятов. Имеются также много других процессов, кроме роста и поддержания, требующих энергетических затрат, например дальний транспорт ассимилятов. Как выяснилось в нашей работе (Малкина и др., 1985), дыхательные затраты на транспорт ассимилятов по стволу деревьев равны или выше затрат на рост. Таким образом, в изучении физиологии дыхания и его связи с другими процессами жизнедеятельности еще много неясного.

Невыясненным является также вопрос, в какой мере разница в продуктивности растений при различном плодородии почв обусловливается различиями в интенсивности фотосинтеза и в какой мере — изменениями в распределении ассимилятов между ассимилирующими и неассимилирующими органами.

Заленский считал, что различие в условиях произрастания прежде всего сказывается на морфологии растений и что по сравнению с процессами роста фотосинтез является более консервативным процессом. В этой связи он называл фотосинтез «защищенным» процессом (Заленский, 1977). К такому же выводу пришел Ничипорович (1980). Имеется ряд примеров, что различная продуктивность прежде всего зависит от различий в размерах листовой поверхности, тогда как интенсивность фотосинтеза у растений с разной продуктивностью меняется мало. Однако неясно, является ли такая реакция универсальной, и если нет, то с чем связано разнообразие реакции растений на изменение внешних условий.

Наряду с исследованием продуктивности отдельных растений и стратегии поведения отдельных видов в составе фитоценоза в задачи исследований по экологической физиологии входит изучение фитоценоза как целостной системы, и прежде всего его первичной продуктивности. Это направление зародилось еще в начале XX в. в работах P. Boysen-Jensen, затем было продолжено в работах Иванова для лесных фитоценозов и Ничипоровича и его последователей для агрофитоценозов. Особенный расцвет работ этого направления был связан с действием Международной биологической программы.

Исследование фитоценозов как целостной системы имеет свои особые методические подходы.

Поскольку в сомкнутых фитоценозах создается особый микроклимат с ограничением жизненно важных ресурсов среды, прежде всего света, это накладывает такой сильный отпечаток на процессы жизнедеятельности, в основном на газообмен, что видовые особенности растений здесь нивелируются: в каждом ярусе выживают лишь растения, хорошо адаптированные к условиям микроклимата этого яруса, причем внутри фитоценоза их продуктивность оказывается не максимальной, а минимальной по сравнению с потенциально возможной. Вследствие доминирующей роли ограничения ресурсов среды для жизнедеятельности растений в исследованиях этого направления очень важное значение приобретает детальное изучение микроклимата, прежде всего светового режима, на разных уровнях внутри фитоценоза.

Доминирующая роль абиотических факторов, поведение которых прогнозировать легче, чем поведение живых объектов, облегчает задачу математического моделирования продуктивности фитоценозов (схема 14). И действительно, в этой области разработано значительное число математических моделей. Первая из них была опубликована M. Monsi и T. Saeki (1953), причем она основывалась на закономерностях пропускания света по вертикальному профилю фитоценоза и зависимости фотосинтеза от интенсивности света. В дальнейшем модель была усовершенствована в работах С. Т. де Витта, И. Л. Монтисса, Ю. К. Росса и других (Бихеле и др., 1980). Однако при наличии ограничения со стороны других факторов, кроме света, например влаги, питательных веществ и пр., модель очень сильно усложняется. Несмотря на то что в настоящее время имеются несколько моделей продуктивности агрофитоценозов, лугов и лесов, учитывающих не только световой режим, но и другие факторы, для их экспериментальной проверки требуется измерение стольких параметров, что практически это измерение невозможно осуществить. Именно к такому заключению пришли З. Бихеле, Х. Молдау и Ю. Росс (1980), разработавшие модель продукционного процесса, учитывающую действие нескольких факторов среды.

В настоящем обзоре мы коснулись далеко не всех проблем, стоящих перед экологической физиологией. Эти проблемы настолько обширны, что их невозможно перечислить в рамках одной статьи. Однако даже из сказанного здесь ясно, что увеличение объема информации в области физиологии растений привело к отрыву физиологических исследований на клеточном, субклеточном и молекулярном уровнях от изучения растений в природных условиях и отделению от общей физиологии специальной ветви — экологической физиологии растений.

Безусловно, узкая специализация физиологических исследований и разрыв между исследованиями разного уровня организации приводят к их обеднению. Здесь уместно вспомнить высказывания Александрова, остроумно уподобившего исследователей, занимающихся более сложными уровнями организации живого, жильцам верхних этажей, а более простыми — нижних. Он писал: «Нужно отдать себе отчет в том, что для каждого исследователя вышестоящий этаж с накопленной здесь феноменологией служит поставщиком кардинальных проблем и оправданием его существования, ибо основная его задача — дать причинное понимание биологических явлений высшего порядка. Для этого нужно знать, что делается на более высоких этажах, не испытывая необоснованного чувства превосходства. С другой стороны, процесс познания жизненных явлений убыстрится, если работники высших этажей будут осведомлены и компетентны в том, что происходит на этажах под ними» и далее «. . .решение. . . фундаментальных проблем требует гармоничного развития широкого фронта биологических дисциплин» (Александров, 1981 : 968).

Однако в настоящее время сложность гармоничного развития исследований на разных уровнях, к которому призывает Александров, состоит в том, что такая согласованная работа для решения определенной проблемы доступна только целым научным коллективам. Одним из немногих примеров такого коллектива является научная школа, созданная Заленским, в которой гармонично сочетаются исследования для решения задач геоботаники и экологии с глубоким изучением механизмов физиологических процессов. Кредо этой научной школы ярко выражено Заленским: «При изучении экологии фотосинтеза возникают вопросы, затрагивающие не только поверхностные, феноменологические стороны этого процесса, но и глубинные, касающиеся взаимоотношений с другими проявлениями жизнедеятельности и требующие тонких лабораторных исследований на всех уровнях — от субклеточного до организменного и биогеоценотического. Экология не только ставит вопросы, но и предоставляет пути их выяснения» (Заленский, 1977 : 48).

ЛИТЕРАТУРА

Александров В. Я. Несколько слов в защиту добрососедских отношений, или что такое феноменология. — Цитология, 1981, т. 23, № 8, с. 965—968. — *Библь Р.* Цитологические основы экологии растений. М.: Мир, 1965. 463 с. — *Бихеле З. Н., Молдау Х. А., Росс Ю. К.* Математическое моделирование транспирации и фотосинтеза растений при недостатке почвенной влаги. Л.: Гидрометеоиздат, 1980. 223 с. — *Бриллиант В. А.* Зависимость энергии фотосинтеза от содержания воды в листьях. — Изв. Гл. бот. сада, 1925, т. 24, с. 1—24. — *Быков О. Д., Зеленский М. И.* О возможности селекционного улучшения фотосинтетических признаков сельскохозяйственных растений. — В кн.: Физиология фотосинтеза. М.: Наука, 1982, с. 294—310. — *Вознесенский В. Л.* Фотосинтез пустынных растений. Л.: Наука, 1977. 255 с. — *Гирс Г. И.* Физиология ослабленного дерева. Новосибирск: Наука, 1982. 255 с. — *Горышина Т. К.* Ранневесенние эфемероиды лесостепных дубрав. Л.: Изд-во ЛГУ, 1969. 232 с. — *Горышина Т. К.* Экология травянистых растений лесостепной дубравы. Л.: Изд-во ЛГУ, 1975. 126 с. — *Гуляев Б. И.* Очерк направлений экофизиологии: Итоги науки и техники. Сер. Ботаника, т. 5. Изд-во ВИНИТИ, 1984, с. 3—138. — *Заленский О. В.* Распространение и экологические особенности фисташки (*Pistacia vera* L.) и миндаля (*Amygdalus communis* L.) в Западном Копет-Даге. — Бот. журн., 1940, т. 25, № 1, с. 20—37. — *Заленский О. В.* О фотосинтезе растений на больших высотах. — ДАН СССР, 1941, т. 31, № 1, с. 61—64. — *Заленский О. В.* Об эколого-физиологическом изучении факторов продуктивности дикорастущих многолетних растений. — В кн.: Академику В. Н. Сукачеву к 75-летию со дня рождения. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956, с. 217—230. — *Заленский О. В.* Эколого-физиологические аспекты изучения фотосинтеза. XXXVII Тимирязевское чтение. Л.: Наука, 1977. 56 с. — *Заленский О. В.* Эколого-физиологические аспекты изучения фотосинтеза и проблема его взаимоотношения с дыханием: Дис. докт. биол. наук (в форме научного доклада). Л., 1982. 45 с. — *Иванов Л. А.* Фотосинтез и урожай. — В кн.: Сб. работ по физиологии растений памяти К. А. Тимирязева. М.: Изд-во АН СССР, 1941, с. 29—41. — *Иванов Л. А., Коссович Н. Л.* О работе ассимиляционного аппарата древесных пород. — Бот. журн., 1932, т. 17, № 1, с 3—71. — *Костычев С. П., Базырина Е. Н., Чесноков В. А.* Суточный ход фотосинтеза при незаходящем солнце в полярной зоне. — Изв. АН СССР, 1930, т. 7, № 7, с. 599—610. — *Костычев С. П., Кардо-Сысоева Е. К.* Исследования над суточным ходом фотосинтеза растений Средней Азии. — Изв. АН СССР, 1930, т. 7, № 6, с. 467—498. — *Красносельская-Максимова Т. А.* Суточные колебания содержания воды в листьях: Тр. Тифлис. бот. сада, 1917, вып. 19, с. 1—22. — *Кумаков В. А.* Фотосинтетическая деятельность растений в аспекте селекции. — В кн.: Физиология фотосинтеза. М.: Наука, 1982, с. 283—293. — *Любименко В. Н.* Влияние света различной напряженности на накопление сухого вещества и хлорофилла у светолюбивых и теневыносливых растений: Тр. по лесн. опыт. делу в России, 1909, с. 1—110. —

Максимов Н. А. О вымерзании и холодостойкости растений. — Изв. лесн. ин-та. СПб., 1913, т. 25, с. 1—330. — *Максимов Н. А.* Физиологические основы засухоустойчивости растений. Приложение 26 к Тр. по прикл. бот., ген. и сел. 1926. 436 с. — *Малкина И. С.*, *Якшина А. М.*, *Цельникер Ю. Л.* Связь выделения CO_2 стволом с газообменом листьев у дуба. — Физиол. раст., 1985, т. 32, вып. 4, с. 769—776. — *Ничипорович А. А.* Фотосинтез и рост в эволюции растений и их продуктивности. — Физиол. раст., 1980, т. 27, вып. 5, с. 942—961. — *Ничипорович А. А.* Физиология фотосинтеза и продуктивность растений. — В кн.: Физиология фотосинтеза. М.: Наука, 1982, с. 7—33. — *Раменский Л. Г.* Введение в комплексное почвенно-геоботаническое изучение земель. М.: Сельхозгиз, 1938. 620 с. — *Семихатова О. А.*, *Заленский О. В.* Об изучении газообмена в исследованиях продукционного процесса растений.— Бот. журн., 1979, т. 64, № 1, с. 1—10. — *Семихатова О. А.*, *Заленский О. В.* Сопряженность процессов фотосинтеза и дыхания.— В кн.: Физиология фотосинтеза. М.: Наука, 1982, с. 130—145. — *Сукачев В. Н.* Основные понятия лесной биогеоценологии. — В кн.: Основы лесной биогеоценологии. М.: Наука, 1964, с. 5—49. — *Björkman O.* Comparative studies on photosynthesis in Higher plants. — In: Current topics in photobiology, photochemistry and photophysiology / Ed. A. Giese. N. Y.: Acad. Press, 1973, vol. 8, p. 1—63. — *Billings W. D.* Physiological ecology. — An. Rev. Plant Physiol., 1957, vol. 8, p. 375—393. — *Encyclopedia* of plant physiology. New Series. Berlin; Heidelberg: Springer, 1975—1986, vol. 1—17. — *Grime J. P.* Plant strategies and vegetation processes. Brisbane; Toronto: John Wiley a. Sons, 1979. 222 p. — *Haberlandt G.* Physiologische Pflanzenanatomie. Leipzig, 1909. 780 S. — *Lange O. L.*, *Nobel P. S.*, *Osmond C. B.*, *Ziegler H.* Perspectives in ecological plant physiology. — In: Physiological plant ecology. Berlin etc. Springer, 1981, vol. 12A, p. 1—9. — *Larcher W.* Physiological plant ecology. Second ed., Berlin etc.: Springer, 1980. 303 p. — *McCree K. J.* An equation for the rate of respiration of white clover plants grown under controlled conditions. — In: Prediction and measurement of photosynthetic productivity / Ed. J. Setlik. Wageningen: PUDOK, 1970, p. 221—230.— *Monsi M.*, *Saeki T.* Über den Lichtfaktor in den Pflanzengesellschaften und seine Bedeutung für die Stoffproduktion. — Japan. J. Bot., 1953, vol. 14, N 1, p. 22—52. — *Mooney H. A.* Carbon dioxide exchange of plants in natural environment. — Bot. Rev., 1972, vol. 38, N 3, p. 445—469. — *Penning* de Vries F. W. T. The cost of maintenance processes in plant cells. — An. Bot., 1975, vol. 39, p. 77—92. — *Physiological* plant ecology. Vol. 12 A—D. Berlin etc. Springer, 1981—1984. — *Schimper A. W. F.*, *Faber C.* Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage. Jena, 3 Aufl., 1935. 2 Bd, 588+618 S.

Лаборатория лесоведения АН СССР,
с. Успенское, Московская обл.

Получено 16 XII 1985.

SUMMARY

The development, contemporary state and main problems of ecological plant physiology are reviewed. The main objects of ecophysiology are the investigation of matter and energy exchange between plants and their environment and also the ways of adaptation of plants to environment which are based on functional plant characteristics. The study of plant productivity is the important part of such investigations. Ecophysiological investigations can account for plant performance, survival and distribution in different climates and for the relationship between species in phytocoenose. On the other hand, ecophysiological research can be a starting point for serious analysis of physiological processes which are of interest in plant physiology, biochemistry and cytology. Functional plant characteristics can be also used in genetic selections and phytopathological investigations.

СООБЩЕНИЯ

УДК 581.4 : 581.5 : 631.547.4

Л. Р. Петрова, В. А. Банникова

МОРФОЛОГИЯ СОЦВЕТИЯ И ЭКОЛОГИЯ ЦВЕТЕНИЯ *BECKMANNIA ERUCIFORMIS* (*POACEAE*)

L. R. PETROVA, V. A. BANNIKOVA. THE INFLORESCENCE MORPHOLOGY AND THE ECOLOGY OF FLOWERING IN *BECKMANNIA ERUCIFORMIS* (*POACEAE*)

Приводятся сведения о морфологии соцветия, колоска и его частей, а также о суточном ритме цветения, который позволил отнести бекманию обыкновенную к группе злаков с растянутым периодом цветения.

Улучшение кормопроизводства — одна из важнейших задач сельского хозяйства. Многие вопросы этой проблемы (создание искусственных сенокосов и пастбищ, введение в культуру видов местной флоры, селекция высокопродуктивных сортов и др.) требуют детального изучения биологии дикорастущих кормовых растений, и в частности биологии семенного размножения.

Материал и методика

Beckmannia eruciformis (L.) Host. — ценное кормовое растение из сем. *Poaceae*. Это многолетний рыхлодерновинный злак 30—100 см выс., растущий на заливных лугах, по берегам водоемов, а также на сырых глинистых, суглинистых и засоленных почвах. В литературе до настоящего времени слабо освещена морфология соцветия, колоска, цветка и его частей у бекмании обыкновенной (см.: Цвелев, 1976). Сведений о суточном ритме цветения этого злака в литературе нам обнаружить не удалось.

Исследования проведены в июле 1982 г. в Троицком лесостепном заказнике (Челябинская обл.). Суточный ритм и экологию цветения изучали по методике А. Н. Пономарева (1960). Подсчеты числа раскрывающихся цветков, измерение температуры и относительной влажности воздуха проводили через 2 ч. Морфологию соцветия, колоска и его частей изучали на живом и фиксированном в 70°-ном спирте материале с помощью бинокулярной лупы.

Результаты исследования

Морфология соцветия. Общее соцветие — очень густая, более или менее односторонняя метелка до 30 см дл. Она состоит из односторонних колосовидных ветвей (рис. 1). Ось ветви трехгранной формы, по ребрам с шипиками, которые придают ей шероховатость. От оси I порядка поочередно отходят оси II и III порядков, на которых двумя сближенными рядами располагаются колоски. Ось колоска очень короткая.

Принято считать, что в колоске бекмании обыкновенной нижний цветок является обоеполым, хорошо развитым, а верхний — либо тычиночным, либо недоразвитым (Цвелев, 1976). Полученные нами данные не совпадают с литературными сведениями: число мужских цветков в метелке у растений изученной популяции не превышает 25 %. Большее число обоеполых цветков (до 75 %) объясняется тем, что во многих случаях оба цветка в колоске нормально развиты и являются обоеполыми (рис. 2). Наряду с двуцветковыми колосками

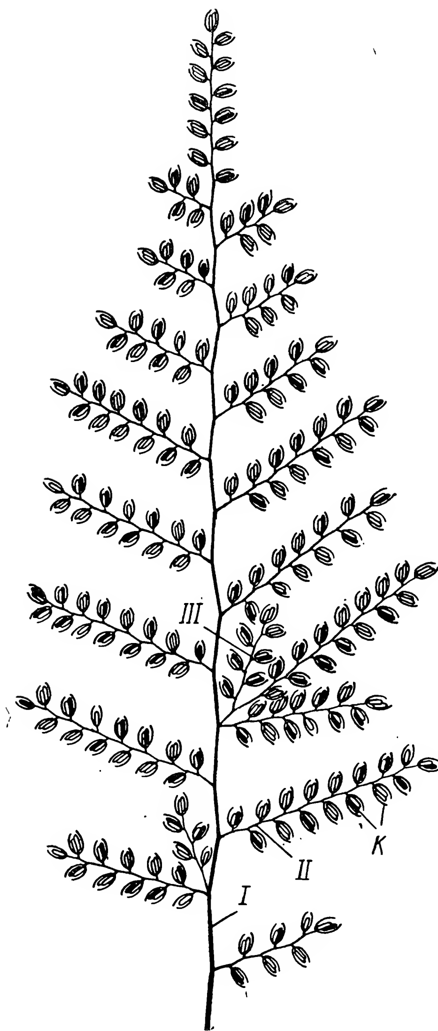


Рис. 1. Колосовидная ветвь метельчатого соцветия *Beckmannia eruciformis*.
Оси: *I* — первого порядка, *II* — второго порядка, *III* — третьего порядка, *К* — колоски.

в метелке изредка встречаются и одноцветковые (содержащие либо обоеполый, либо мужской цветок), но число их незначительно.

Колосок имеет 2 колосковые чешуи — нижнюю и верхнюю, которые немного короче колоска. Они ланцетно-яйцевидной формы, на спинке мешковидно вздутые, с 3 жилками, со слабым килем, коротковолосистые, на верхушке притупленные или немного выемчатые (рис. 2).

Обоеполый цветок имеет 2 цветковые чешуи, 2 лодикулы, 3 тычинки и 1 пестик. Нижняя цветковая чешуя равна по длине колосковой чешуе, кожисто-перепончатая, ланцетно-яйцевидная, с 5 жилками, из которых средняя образует слабый киль и переходит на верхушке в острие. На спинке покрыта рассеянными, короткими волосками. Верхняя цветковая чешуя немного короче нижней с 2 образующими слабые кили жилками. Лодикул 2, размер их равен размеру завязи. Они тонкие, на верхушке слегка заостренные, неопушенные. Завязь небольшая, голая с 2 длинными, сильно опушенными рыльцами. Тычинки по сравнению с пестиком очень крупные. Тычиночная нить находится на уровне верхней части завязи, пыльники прикрепляются в средней части, раскрываются продольной щелью (рис. 3).

Экология цветения. В 1982 г. в лесостепном Зауралье бекмания обыкновенная зацвела 22 июня. Массовое цветение происходило с 28 июня по 10 июля. В этот период стояла теплая погода, изредка шли небольшие дожди.

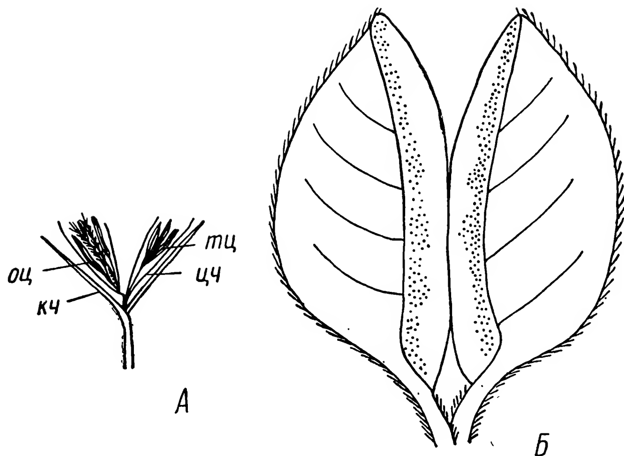


Рис. 2. Схема двуцветкового колоска (*А*) и колосковые чешуи (*Б*).

кч — колосковые чешуи, *цч* — цветковые чешуи, *тц* — тычиночный цветок, *оц* — обоеполый цветок.

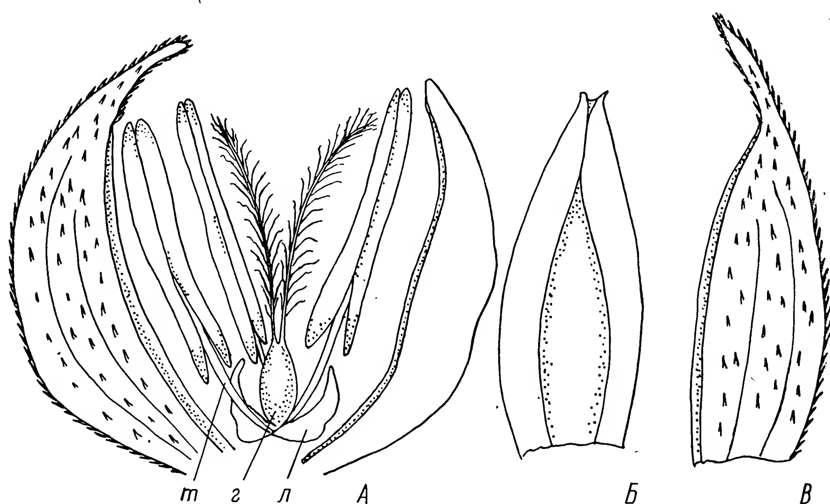


Рис 3. Обоеполый цветок *Beckmannia eruciformis* (*А*), его верхняя (*Б*) и нижняя (*В*) цветковые чешуи.

г — гинецей, *л* — лодикула, *т* — тычинка.

Метелка бекмании обыкновенной отцветает за 5—6 дней. Цветение обоеполых и мужских цветков очень сходно, поэтому мы опишем в качестве примера цветение обоеполого цветка. Он раскрывается в течение 50 мин—1 ч, при этом первыми из цветка начинают выдвигаться пыльники. Рост тычиночных нитей продолжается около 40 мин. К концу их роста пыльники возвышаются над цветковыми и колосковыми чешуями. Пыление начинается сразу же после окончания роста тычиночных нитей. В это время из цветка выдвигаются рыльца пестика. Пыление продолжительное (около 1 ч). После закрывания цветка рыльца остаются снаружи его и могут дополнительно воспринимать пыльцу. По нашим наблюдениям, они начинают увядать спустя 8—10 ч.

Цветение бекмании обыкновенной начиналось примерно в 17 ч; оно носило постепенно нарастающий характер. Максимальное число цветков раскрывалось между 18 и 23 ч; к 5 ч утра цветение обычно прекращалось; продолжительность его — 10—12 ч. Раскрывание цветков происходило в температурных границах 15—30°, при колебании относительной влажности воздуха от 43 до 96 %.

В качестве примера можно привести данные о цветении бекмании обыкновенной 9—10 VII 1982. Днем 9 июля было жарко и безветренно. Перед началом

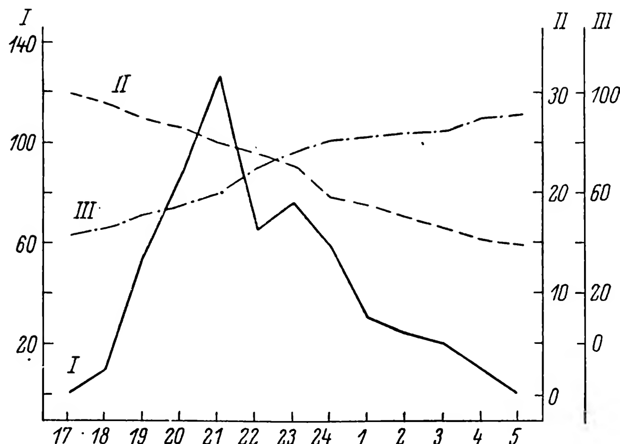


Рис. 4. Суточный ход цветения *Beckmannia eruciformis* (9—10 VII 1982).

По оси абсцисс — часы суток, *по осям ординат* — число цветков (*I*), температура воздуха, °С (*II*), относительная влажность воздуха, % (*III*).

цветения, в 17 ч, температура воздуха достигла 30°, относительная влажность его была равна 44 %. Первые цветки на отмеченных метелках раскрылись между 17 и 18 ч, к 19 ч число их достигло 56. Максимум цветения (128 цветков) был отмечен в 21 ч (температура 25°, относительная влажность воздуха 60 %). В дальнейшем интенсивность цветения стала уменьшаться, и оно закончилось 10 июля в 5 ч утра при температуре 15° и относительной влажности воздуха 91 % (рис. 4). Цветение происходило в условиях постепенного понижения температуры и возрастания относительной влажности воздуха. Общая продолжительность его — 11 ч.

Таким образом, бекманию обыкновенную следует отнести к группе злаков с растянутым периодом цветения. Ранее эта группа включала только два вида — *Koeleria cristata* (L.) Pers. (Пономарев и др., 1973) и *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. (Банникова, 1982). Цветение первого вида происходило с 9 до 19—20, второго — с 4 до 24 ч. Два вида растений — тростник южный и отнесенная нами к этой группе бекмания обыкновенная — являются андромоноэцичными злаками. Данный признак и большая продолжительность цветения сближают эти растения с группой круглосуточно цветущих злаков, все виды которой — андромоноэцичные злаки (Банникова, Гузик, 1983).

ЛИТЕРАТУРА

Банникова В. А. Морфология соцветия и особенности цветения *Zizania latifolia* (Griseb.) Stapf. — Бот. журн., 1976, т. 61, № 4, с. 990—993. — *Банникова В. А.* К антэкологии злаков-гигрофитов. — В кн.: Экология опыления растений. Пермь: Изд-во Пермского гос. ун-та, 1982, с. 48—54. — *Банникова В. А., Гузик М. Б.* Суточный ритм цветения *Hierochloeo dorata* (L.) Beauv. и *H. repens* (Host) Beauv. — Биол. науки, 1983, № 6, с. 63—66. — *Петрова Л. Р., Банникова В. А.* Морфология репродуктивных органов и антэкология *Zizania latifolia* (*Poaceae*). — Бот. журн., 1982, т. 67, № 1, с. 26—32. — *Петрова Л. Р., Николаевская Т. С.* Некоторые особенности морфологического и анатомического строения соцветия *Dactylis glomerata* L. — Бот. журн., 1972, т. 57, № 4, с. 563—570. — *Пономарев А. Н.* Изучение цветения и опыления растений. — В кн.: Полевая геоботаника. М.; Л., 1960, т. 2, с. 9—19. — *Пономарев А. Н., Банникова В. А., Русакова М. Б.* О суточной периодичности опыления у близких аллопатрических таксонов злаков. — Бот. журн., 1973, т. 58, № 4, с. 484—492. — *Цвелев Н. Н.* Злаки СССР. Л.: Наука, 1976. 788 с.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград,
Пермский государственный университет.

Получено 24 I 1986.

УДК 577.472 : 581.9+591.9 (470.1) Бот. журн., т. 71, № 12

Н. В. Вехов, А. Н. Кулиев, В. В. Морозов

НОВЫЕ И РЕДКИЕ ВИДЫ ВЫСШИХ ВОДНЫХ И ОКОЛОВОДНЫХ РАСТЕНИЙ НА ВОСТОКЕ БОЛЬШЕЗЕМЕЛЬСКОЙ ТУНДРЫ

N. V. VEKHOV, A. N. KULIEV, V. V. MOROZOV. NEW AND RARE SPECIES OF HIGHER WATER AND NEARWATER PLANTS IN THE EAST OF BOLSHEZEMELSKAYA TUNDRA

Сообщается о местонахождении 5 новых и распространении 10 редких видов высших водных и околоводных растений на востоке Большеземельской тундры.

В 1972—1985 гг. на востоке Большеземельской тундры от верховьев р. Кары на севере до устьев рек Ельца, Воркуты и Сейды на юге и от Полярного Урала на востоке до верховий рек Сейды и Сядейю на западе были обнаружены ранее не отмеченные здесь 15 видов высших водных и околоводных растений. Указаны их местонахождения.

Sparganium angustifolium Michx. — хорошо сохранившиеся прошлогодние растения с соцветиями и семенами обнаружены в июле 1978 г. в канавах вдоль кольцевой дороги у г. Воркуты у пос. Западного. Погодные условия экстремально теплого лета 1977 г. способствовали успешному развитию растений и продуцированию семян.

S. minimum Wallr. — найден в 1985 г. в пойменном водоеме в устье р. Аячъяха, в 10 км к северу от г. Воркуты. Все растения находились в вегетативном состоянии, только одно из них 27 августа имело соцветие.

Potamogeton berchtoldii Fieb. — отмеченный ранее только в Падимейских и Вашуткиных озерах и р. Коротаихе (Флора северо-востока европейской части СССР, 1974; Ребристая, 1977; Мартыненко, Гецен, 1978) этот рдест оказался одним из обычнейших видов озер и притоков бассейнов рек Воркуты, Большой и Малой Усы, проникающих к северу до самых их верховьев. Встречается в пойменных водоемах и крупных ледниково-подпрудных озерах в верховьях рек Воркуты (оз. Янейты, Янейты-Хасырей), Сейды (оз. Лек-Ямботы, Малое и Большое Панэчаты) и Сядей-ю (оз. Сядейты). Цветет с начала—середины августа. Характерный компонент зарослей макрофитов в водоемах зон рекреации и интенсивного выпаса скота в г. Воркуте и прилегающих поселках.

P. friesii Rupr. — по долинам рек проникает к северу до крайнего предела лесотундры. В августе 1982 г. найден в цветущем состоянии в старицах р. Воркуты, на правом берегу против устья р. Аячъяхи и в оз. Лек-Воркутаты близ ст. Песец, а в 1985 г. — в озерах долины р. Усы между пос. Сейда и дер. Никита. Впервые приводится для востока Большеземельской тундры.

P. perfoliatus L. — довольно обычен по старицам рек Воркуты и Усы, а также во всех ледниково-подпрудных озерах в истоках рек Коротаихи, Сейды, Воркуты и Ния-ю (Янейты, Дияты, Хэлоты, Сядейты, Щучье). Цветет ежегодно — в теплые годы с конца июля—начала августа до середины—конца августа и в холодные годы — с середины августа. Плодоносит с середины августа.

P. praelongus Wulf. — редкий вид, обнаруженный в термокарстовых и подпрудно-ледниковых озерах. Собран в вегетативном состоянии в середине—конце июля 1978 г. в термокарстовых озерах на торфяниках близ пос. Воргашор, в 1980 г. — 30 июля в оз. Сядейты (верховья р. Коротаихи) и 16 июля в оз. Дияты (верховья р. Воркуты) и термокарстовых озерах близ него.

P. subretusus Hagstr. — впервые этот вид был найден в верховьях р. Адзьвы (Мяэметс, 1979). Нами собран в вегетативном состоянии 20 VII 1981 в оз. Лек-Воркутаты близ ст. Песец, а 5 VIII 1981 цветущие растения были найдены в старице р. Воркуты около пос. Северного.

Eleocharis palustris (L.) Roem. et Schult. — цветущие и плодоносящие растения обнаружены 9 VIII 1985 на берегу временного водоема в пойме р. Воркуты возле пос. Аяч-Яга. Впервые указывается для востока Большеземельской тундры.

Carex rostrata Stokes. — на северном пределе лесотундры (окрестности ст. Песец) довольно обычен по берегам многих озер на торфяниках, далее к северу редок, встречается иногда по берегам зарастающих озер, на плоскобугристых болотах до верховья р. Воркуты. Плодоносящие растения были собраны 4 VIII 1984 близ устья р. Янейтывис.

Lemna minor L. — вероятно, занесен в окрестности г. Воркуты с привозным сеном в 1975—1976 гг. Первые растения обнаружены в 1976 г. в озерах у пос. Строительного, а с 1978 г. началось интенсивное расселение ряски малой в водоемах антропогенного ландшафта. К 1985 г. этот вид освоил большинство термокарстовых озер и искусственных мелких водоемов в окрестностях города и поселков. Образует вместе с *Potamogeton berchtoldii* густые заросли. Впервые указывается для региона.

Polygonum amphibium L. — одиночное растение в вегетативном состоянии собрано 4 VIII 1982 в старице на правом берегу р. Воркуты против устья р. Аячъяхи. Наряду с находками на р. Коротаихе (Ребристая, 1977; «Флора...», 1976) это одно из самых северных местообитаний вида на северо-востоке европейской части СССР.

Nuphar pumila (Timm) DC. — небольшие заросли обнаружены в августе 1982 г. в озере на первой надпойменной террасе левого берега р. Усы в 5 км ниже устья р. Воркуты. 20 VIII 1982 и 8 IX 1985 кубышки цвели и плодоносили. Ранее этот вид не был известен севернее пос. Сивомаскинского («Флора...», 1976).

Batrachium trichophyllum (Chaix) Bosch. — отмечен в заводях, на перекатах с медленным течением рек среди камней и в некоторых озерах (безымянные близ оз. Щучье, водохранилище у пос. Хальмер-Ю и др.) по всей территории от предгорий Полярного Урала, пос. Сейды, Елецкого и пос. Хальмер-Ю до долины р. Воркуты.

Myriophyllum spicatum L. — к северу распространен по крайней мере до истоков рек Воркуты, Большой и Малой Усы. Встречается по пойменным и мелким термокарстовым озерам на минеральных (песчано-глинистых и песчано-илистых грунтах), во всех подпрудно-ледниковых озерах бассейна рек Сейды и Воркуты (Малое и Большое Панэчаты, Лек-Ямботы, Янейты, Янейты-Хасырей, Дияты, Хэлоты, Лек-Воркутаты и др.). Массовое цветение наблюдалось в 1984 г. с начала августа.

Menyanthes trifoliata L. — до сих пор не был известен севернее оз. Харбей («Флора...», 1977) и устья р. Лек-Воркуты (Ребристая, 1977). Мы обнаружили в двух точках: на обширном зарастающем соре (глубина до 0.7 м), в 2 км юго-западнее пос. Мульда и по берегам ледникового озера на плакоре в 5 км к востоку от устья р. Ния-ю. Ежегодно в августе цветет и плодоносит.

Гербарные экземпляры, подтверждающие находки этих растений, хранятся во ВНИИ охраны природы и заповедного дела МСХ СССР.

ЛИТЕРАТУРА

Мартыненко В. А., Гецен М. В. Equisetophyta, Anthophyta. — В кн.: Флора и фауна водоемов европейского севера. На примере озер Большеземельской тундры. Л.: Наука, 1978, с. 161—165. — *Мяэметс А. А.* О нахождении сибирского арктического вида рдеста *Potamogeton subretusus* Hagstr. в Большеземельской тундре. — Бот. журн., 1979, т. 64, № 2, с. 250—251. — *Ребристая О. В.* Флора востока Большеземельской тундры. Л.: Наука, 1977. 334 с. — *Флора* северо-востока европейской части СССР / Под ред. А. И. Толмачева. Т. 1—4. Л.: Наука, 1974—1977.

ВНИИ охраны природы и заповедного дела
МСХ СССР,
Москва, Знаменское-Садки.

Получено 24 I 1986.

УДК 576.3 : 005 : 582.998 (—925.1) Бот. журн., т. 71, № 12

Н. Н. Цвелев, П. Г. Жукова

КАРИОСИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ *TARAXACUM* (*ASTERACEAE*) СЕВЕРО-ВОСТОЧНОЙ АЗИИ

N. N. TSVELEV, P. G. ZHUKOVA. KARYOSYSTEMATIC INVESTIGATION OF *TARAXACUM* (*ASTERACEAE*) FROM NORTH-WEST OF ASIA

На основании критической обработки гербарного материала по арктическим, а отчасти и субарктическим видам рода одуванчик *Taraxacum* Северо-Восточной Азии и определения хромосомного числа для многих образцов этих видов высказываются соображения об эволюции этого рода и о вероятном происхождении ряда арктических видов. Переход многих видов к факультативному или облигатному апомиксису вплоть до полной потери возможности образования пыльцы можно объяснить их гибридным происхождением. С гибридизацией, возможно, связаны и некоторые изменения в окраске цветков. Документированные гербарным материалом данные о хромосомных числах приведены для 26 видов этого рода, причем для 14 видов они установлены впервые.

Содержащий до 2000 видов род одуванчик *Taraxacum* Wigg. справедливо относится к труднейшим в систематическом отношении. Отчасти трудности связаны здесь с плохим качеством гербарного материала, очень страдающего от насекомых-вредителей, и обычным отсутствием в нем или цветков, или плодов (хотя бы не вполне зрелых), а также отсутствием указаний на прижизненную окраску венчика и рыльца цветков. Однако основные причины, затрудняющие изучение этого рода, заключаются в особенностях его эволюции. Первичные, горные виды одуванчика, которые были диплоидными и перекрестноопыляющимися, по-видимому, лишь с конца неогена стали спускаться в низкогорья и на равнины и, расселяясь по ним, стали гибридизировать друг с другом. Результатом такой гибридизации было образование большого числа вторичных, гибридогенных видов, отчасти также перекрестноопыляющихся, отчасти факультативных или облигатных апомиктов. Миграции, связанные с чередованием плейстоценовых оледенений и межледниковий, способствовали формированию в Европе многочисленных гибридогенных «микровидов» из наиболее сложной секции *Taraxacum* (*T. officinale* Wigg. s. l.), число описанных видов в которой уже приблизилось к 1000 и возрастает с каждым годом. Значительно меньшее, но во многих случаях также довольно большое число видов известно и в ряде других секций рода.

Поскольку стабилизация образующихся в ходе эволюции рода гибридов часто происходила путем амфиплоидии или перехода к апомиксису, генетическая изоляция возникших из них видов имела место уже во время их возникновения (симпатрическое видообразование) и эти виды могли с самого начала произрастать совместно, иногда даже в значительном числе (особенно в секции *Taraxacum*). Вопросам видообразования в роде *Taraxacum* посвящена большая литература (Richards, 1973; Doll, 1982; Sterk e. a., 1982, и др.).

Всем видам одуванчика обычно даются бинарные названия, и это, на наш взгляд, вполне оправдано, хотя не исключено, что некоторые «микровиды» могут существовать лишь относительно короткое время. Допустимо и более широкое понимание видов, вплоть до объединения всех видов каждой из принимаемых в роде секций в один вид (например, секции *Taraxacum* в один вид *T. officinale* s. l.), если в данном случае нет возможности или необходимости более глубоко разобраться в составляющих секции видах. Еще более широкое понимание видов предлагается в работе И. Г. Аревшатян (1984), однако по этому вопросу с ней трудно согласиться.

За диплоидное хромосомное число в роде *Taraxacum* обычно принимается 2n=16 при x=8. Однако не исключено, что первичным основным хромосомным числом этого рода было x=4, причем первичные виды с 2n=8 могли совсем не сохраниться или сохраниться где-нибудь в высокогорьях, где они еще не выявлены. Это, как кажется, подтверждается очень широким распространением в роде видов-«триплоидов» с 2n=24, из которых очень многие опыля-

ются перекрестно. Изредка указывается для рода и число 8, которое в этих случаях обычно принимается за гаплоидное. Некоторые авторы (например, Doll, 1982) предполагают существование в роде *Taraxacum* не только первичных, но и вторичных диплоидов, возникающих из полиплоидов. О распределении видов рода по различным ступеням плоидности можно судить по работе R. Doll (1982). Изученные им таксоны рода *Taraxacum* распределяются следующим образом: 40 диплоидов (2n=16), 220 триплоидов (2n=24), 135 тетраплоидов (2n=32), 24 пентаплоида (2n=40), 7 гексаплоидов (2n=48), по 1 таксону с числами 2n=56, 64 и 70, а также 57 анеуплоидов.

За последние 25 лет сотрудники лаборатории Крайнего Севера Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР накопили большой и хорошо собранный материал по роду *Taraxacum* из Северо-Восточной Азии, особенно с Чукотки и о. Врангеля, наиболее богатых видами этого рода по сравнению с другими районами Советской Арктики. Одновременно один из авторов настоящей статьи (Жукова) проводила кариологические исследования одуванчиков Северо-Восточной Азии. Основную часть исследовавшихся образцов составили образцы, зафиксированные этим автором непосредственно в природе во время экспедиций. Широко использовались также препараты, полученные при проращивании семянок, взятых с гербарных экземпляров. Кроме того, некоторое число образцов было зафиксировано и любезно предоставлено для дальнейшего исследования Жуковой сотрудниками Ботанического института АН СССР А. А. Коробковым, В. В. Петровским, Т. В. Плиевой и А. Д. Тихоновой. Таким образом, число хромосом (2n) было определено более чем у 180 образцов для 26 видов одуванчика, причем для 14 видов (они отмечены в списке звездочкой) это число было определено впервые.[1] Все данные по хромосомным числам документированы гербарными экземплярами, хранящимися в Ботаническом институте АН СССР. В приведенном ниже списке указаны лишь местонахождения и номера исследовавшихся образцов. Виды одуванчика расположены в нем по секциям, а затем по алфавиту.

Секция 1. *Arctica* Dahlst.

1. *T. alascanum* Rydb. 2n=24: Вост. Чукотка, р. Эргувеем, № 67-107; там же, оз. Аччён, № 70-46PL; Зап. Чукотка, о. Айон, № СГ-68-39. 2n=32 : Чукотское нагорье, пос. Иультин, № 67-146K; там же, 115 км трассы Эгвекинот—Иультин, № 70-33T; там же, 32 км этой же трассы, № 71-80PL и 71-95PL; Вост. Чукотка, р. Ионивеем, № 69-17PL; там же, пос. Лорино, № 72-26-PL; там же, пос. Янракыннот, № 76-76K.

2. *T. arcticum* (Trautv.) Dahlst. 2n=40: Таймыр, пос. Усть-Тарея, № С-64-326; Анюйское нагорье, пос. Бараниха, № СГ-64-284; там же, р. Люпвеем, № 78-100; о. Врангеля, бухта Сомнительная, № 65-190 и 79-109; там же, р. Гусиная, № 70-65; там же, р. Неожиданная, № 70-117; там же, р. Мамонтовая, № 79-141.

3. *T. hyparcticum* Dahlst. 2n=32: о. Врангеля, р. Хищников, № 69-83; там же, р. Гусиная, № 69-39, 70-75, 70-170в и 79-150.

4. *T. jurtzevii** Tzvel. 2n=32: Анюйское нагорье, р. Гремучая, № 67-43K; там же, р. Ягодная, № СГ-83-11.

5. *T. kamtschaticum* Dahlst. 2n=24: Анюйское нагорье, р. Лельвергыргын, № 76-54; Чукотское нагорье, р. Кувет, № 65-385; Анадырское нагорье, р. Комариная, № 68-24; Вост. Чукотка, р. Ионивеем, № 69-15PL.

6. *T. phymatocarpum* Vahl. 2n=24: Вост. Чукотка, р. Утавеем, № 70-135; там же, пос. Лаврентия, № 71-04а; там же, р. Путукунейвеем, № 72-262; о. Врангеля, р. Мамонтовая, № СГ-70-61; там же, р. Гусиная, № 70-179а, 79-134а, 79-190 и 79-193; там же, бухта Сомнительная, № СГ-79-47, 79-108, 65-210, 79-105, 79-107.

7. *T. platylepium* Dahlst. 2n=32: о. Врангеля, бухта Сомнительная, № 79-106 и СГ-79-55.

---

[1] Частично эти данные были использованы в работе Н. Н. Цвелева и Б. А. Юрцева (1984) при описании ими новых для науки видов.

8. *T. sibiricum* Dahlst. 2n=24: о. Врангеля, бухта Сомнительная, № 65-283 и 70-284; там же, р. Неожиданная, № 70-120; там же, р. Мамонтовая, № 70-224, 70-236 и 79-142; Сев. Якутия, пос. Тикси, № 70-52; Анюйское нагорье, р. Погынден, № 74-05 и 74-57; Вост. Чукотка, пос. Провидения, № 69-09PL; там же, пос. Лаврентия, № 72-44; там же, р. Синевеем, № СГ-83-200; Чукотское нагорье, пос. Иультин, № СГ-67-12Т; Южн. Чукотка, хр. Пекульней, № 77-235.

9. *T. soczavae* Tzvel. 2n=24: Южн. Чукотка, хр. Пекульней, № 77-236; Анадырское нагорье, р. Лев. Саламиха, № СГ-82-20 и СГ-82-401; Чукотское нагорье, 32 км трассы Эгвекинот—Иультин, № 67-182К. 2n=32: там же, пос. Эгвекинот, № 67-80; Анадырское нагорье, оз. Эльгыгытгын, № СГ-68-38.

10. *T. wrangelicum** Tzvel. 2n=40: о. Врангеля, бухта Сомнительная, № 79-223; там же, р. Гусиная, № 69-44.

11. *T. zhukovae** Tzvel. 2n=24 и 48: Анюйское нагорье, р. Погынден, № 74-04. 2n=24: там же, р. Лев. Яракваам, № 65-05д; Чукотское нагорье, 159 км трассы Эгвекинот—Иультин, № 67-29, 67-54 и 67-54. 2n=32: там же, р. Сев. Умкрыннет, № 66-133; там же, р. Алярмагтын, № 66-03; там же, пос. Эгвекинот, № 67-20; там же, 115 км трассы Эгвекинот—Иультин, № 70-43Т; Вост. Чукотка, пос. Провидения, № 69-01PL и 69-02PL; там же, р. Ионивеем, № 69-30PL; там же, о. Колючин, № 69-47PL; там же, оз. Аччён, № 70-31PL; там же, пос. Лорино, № 72-30PL; там же, бухта Пуотен, № 72-42PL; там же, пос. Лаврентия, № 72-43; там же, р. Гильмимливеем, № 72-116; там же, пос. Нешкан, № 72-171; Южн. Чукотка, пос. Беринговский, № 74-32с; Анюйское нагорье, оз. Тытыль, № 80-83.

Секция 2. *Ceratophora* Dahlst.

12. *T. albescens* Dahlst.* 2n=24: Южн. Чукотка, р. Кавральянская, № СГ-82-704. 2n=32: там же, хр. Пекульней, № 71-177.

13. *T. anadyricum** Tzvel. 2n=24: Анадырское нагорье, р. Мечкерёва, № СГ-82-82.

14. *T. anderssonii* Hagl.* 2n=24: Анюйское нагорье, р. Пинейвеем, № СГ-82-300. 2n=32: Анадырское нагорье, р. Лев. Саламиха, № СГ-80-24.

15. *T. ceratophorum* (Ledeb.) DC. 2n=24: Сев.-вост. Якутия, хр. Улахан-Тас, № СГ-74-70. 2n=24 и 32: о. Врангеля, бухта Сомнительная, № СГ-79-51. 2n=32: там же, р. Хищников, № 69-68.

16. *T. gorodkovii** Chark. et Tzvel. 2n=24: Южн. Чукотка, оз. Баранье, № СГ-80-703.

17. *T. korjakorum** Chark. et Tzvel. 2n=24: Вост. Чукотка, р. Ионивеем, № 69-29PL; там же, оз. Коолень, № 70-116У; там же, пос. Конергино, № 71-14с; там же, р. Гильмимливеем, № 72-142; там же, пос. Нешкан, № 72-170; Зап. Чукотка, мыс Шелагский. № СГ-64-275; там же, г. Певек, № 64-312; Чукотское нагорье, р. Сев. Умкрыннет, № 66-144; Анюйское нагорье, р. Ергувеем, № СГ-67-02; там же, пос. Бараниха, № 67-39К; там же, р. Лельвергыргын, № СГ-76-14 и 76-43. 2n=24 и 48: там же, р. Ергувеем, № СГ-67-09.

18а. *T. lateritium* Dahlst. var. *lateritium*. 2n=24: Таймыр, оз. Энгельгардта, № СГ-68-130; Анюйское нагорье, р. Ергувеем, № СГ-67-13; там же, р. Наглёйнынвеем, № 68-26К; Зап. Чукотка, пос. Апапельгино, № СГ-67-10; там же, о. Айон, № СГ-68-43; там же, р. Крестовая, № 74-246Т; о. Врангеля, бухта Роджерса, № 64-170; там же, р. Неожиданная, № СГ-70-57; Вост. Чукотка, р. Эргувеем, № СГ-67-06; там же, пос. Нунлигран, № 70-60PL; Чукотское нагорье, р. Кувет, № 65-384 и СГ-66-08д; там же, р. Куэквунь, № СГ-66-11D. 2n=32: там же, р. Куэквунь, № 65-328; Зап. Чукотка, г. Певек, № СГ-68-42; там же, р. Раучуа — устье, № 74-293Т.

18б. *T. lateritium* Dahlst. var. *callorhinorum* (Hagl.) Tzvel. 2n=24: Вост. Чукотка, о. Колючин, № 69-42PL; о. Врангеля, бухта Роджерса, № 65-257; там же, бухта Сомнительная, № 65-189, СГ-79-54 и 79-85; там же, р. Неизвест-

ная, № 71-221. 2n=32: там же, р. Гусиная, № 70-180а и 70-61; там же, р. Хищников, № 69-69 и 69-72; там же, р. Неожиданная, № 70-123.

19. *T. leucocarpum** Jurtz. et Tzvel. 2n=16: Зап. Чукотка, о. Айон, № СГ-68-41.

20. *T. longicorne* Dahlst. 2n=24: Анюйское нагорье, пос. Билибино, № 66-43.

21. *T. macilentum* Dahlst. 2n=24: Таймыр, оз. Энгельгардта, № СГ-67-129; Чукотское нагорье, р. Куэквунь, № 65-323; там же, р. Кувет, № СГ-66-10D; там же, р. Сев. Умкрыннет, № СГ-66-14д; Центр. Чукотка, оз. Эльгыгытгын, № СГ-68-40; Анюйское нагорье, р. Погынден, № 77-66Т; там же, р. Тытлиутин, № 80-139; там же, оз. Друмлинное, № СГ-83-13 (с 2 добавочными хромосомами!); Вост. Чукотка, р. Эргувеем, № СГ-67-05; о. Врангеля, р. Неожиданная, № 70-139; там же, р. Гусиная, № 69-42 и 70-180в. 2n=32: там же, р. Гусиная, №№ СГ-70-56 и 79-192; там же, бухта Роджерса, № 71-10; Чукотское нагорье, р. Сев. Умкрыннет, № СГ-66-09д; Анюйское нагорье, р. Ергувеем, № СГ-67-08Т; там же, р. Яракваам, № СГ-79-03; там же, р. Тытлиутин, № 80-75.

22. *T. macroceras** Dahlst. 2n=24: Южн. Чукотка, оз. Баранье, № СГ-80-702. 2n=32: Сев. Якутия, пос. Тикси, № 70-62.

23. *T. stepanovae** Worosch. 2n=24: Сев. Якутия, низовья р. Лены, № СГ-84-28. 2n=32: Анадырское нагорье, р. Комариная, № 68-23.

24. *T. tamarae** Chark. et Tzvel. 2n=56: о. Врангеля, бухта Сомнительная, № СГ-79-45 и СГ-79-50.

Секция 3. *Erythrosperma* Dahlst.

25. *T. jacuticum** Tzvel. 2n=32: Вост. Якутия, пос. Индигирский, № 76-36К.

26. *T. kuvajevii** Tzvel. 2n=24: Вост. Якутия, пос. Усть-Нера, № 75-223.

Гербарные материалы по одуванчикам Северо-Восточной Азии вошли в обработку этого рода для «Арктической флоры СССР», выполненную одним из авторов данной статьи (Н. Н. Цвелев). Из 47 видов, встречающихся в советской Арктике, 11 были описаны как новые для науки (Цвелев, Юрцев, 1984), причем почти все они распространены в Северо-Восточной Азии. Большой интерес представило сопоставление результатов этой обработки с приведенными выше данными по хромосомным числам, позволившее не только обнаружить дополнительные различия между многими видами, но и высказать соображения в отношении происхождения и эволюции некоторых арктических видов. Определенно связанными с гибридизацией и последующей стабилизацией гибридов оказались как процесс полиплоидизации, так и переход к факультативному или облигатному апомиксису.

Предками арктических видов одуванчика были относительно немногочисленные виды, обитавшие в высокогорьях Евразии и Северной Америки. Нет никакого сомнения в том, что эти виды были перекрестноопыляющимися и имели низкие хромосомные числа (скорее всего, 2n=16). Вместе со многими другими высокогорными по происхождению видами высокогорные виды одуванчика вошли в состав растительности тундровой зоны, сформировавшейся сначала на Северо-Востоке Азии, а затем быстро распространившейся на запад вдоль побережья Северного Ледовитого океана, заменив вымиравших здесь представителей умеренно теплой флоры. При этом они вступали в контакты друг с другом и при отсутствии генетической изоляции стали бурно гибридизировать, формируя все новые и новые гибридогенные виды. Из первичных 16-хромосомных арктических видов одуванчика многие могли быть полностью поглощены другими видами при интрогрессивной гибридизации. В настоящее время в советской Арктике представлен лишь один вид с 2n=16, это недавно описанный *T. leucocarpum* из секции *Ceratophora*. Пока он известен только из 2 местонахождений: с развеваемых песков по р. Ровеем на о. Айон, откуда было определено его хромосомное число, и с песков на п-ове Аачим в северной части Чукотского нагорья. По-видимому, он является здесь позднеплиоценовым реликтом, участвовавшим в происхождении других арктических

видов секции, в том числе широко распространенного *T. macilentum*, к которому очень близок, отличаясь лишь более светлой (почти беловатой) окраской семянок с более коротким носиком. Только в американской Арктике известен еще один вид с 2n=16, но уже из секции *Arctica* — *T. holmenianum* Sahlin (=*T. pumilum* Dahlst., non Gaudich.), который, несомненно, прежде встречался и на азиатском материке, но был здесь полностью поглощен другими видами. Одним из ближайших к нему гибридогенных видов можно считать недавно описанный с крайнего востока Чукотского п-ова *T. senjavinensis* Jurtz. et Tzvel., отличающийся от *T. pumilum* черноватым, а не желтоватым цветом рылец. Его вторым родительским видом мог быть *T. sibiricum*, от мелких экземпляров которого *T. senjavinensis* отличается светло-желтыми, а не ярко-желтыми цветками. К сожалению, хромосомное число *T. senjavinensis* определить не удалось. Оба арктических вида с 2n=16 имеют цветки с вполне развитой пыльцой.

В советской Арктике наиболее широко представлены 2 секции рода *Taraxacum*: *Arctica* (15 видов) и *Ceratophora* (25 видов), которые в результате межсекционной гибридизации настолько вторично сблизились, что морфологические границы между ними приходится проводить довольно формально, относя к секции *Arctica* виды с совершенно голыми стрелками и всеми листочками обертки без рожков, а к *Ceratophora* — виды хотя бы с одиночными волосками на стрелках (но чаще с паутинистым войлочком) и хотя бы с немногими листочками обертки, имеющими полые выросты-рожки. Кроме того, виды секции *Arctica* в среднем меньших размеров и имеют значительно более короткие носики семянок. Последний признак можно считать более примитивным по сравнению с длинными носиками семянок у видов секции *Ceratophora*, хотя в других отношениях секция *Arctica* более высоко специализирована.

Число 2n=24, обычно принимаемое за триплоидное, отмечено у 18 видов из изученных 26, так что у одуванчиков Северо-Восточной Азии оно также значительно преобладает над остальными, как это было отмечено выше по работе Doll (1982). Это же число известно еще у одного аркто-гольцового сибирского вида — *T. glabrum* DC. из секции *Glabra* Dahlst., который, по-видимому, участвовал в происхождении некоторых видов секции *Arctica*. Большинство изученных видов с 2n=24 всегда имеет пыльники с хорошо развитой пыльцой, что редко встречается у триплоидов из других секций. У *T. phymatocarpum*, *T. sibiricum*, *T. kamtschaticum*, *T. longicorne*, *T. anadyricum*, *T. gorodkovii*, *T. kuvajevii* иные хромосомные числа пока неизвестны. Для 4 последних видов число 2n определялось только из одного местонахождения, но для трех первых (*T. phymatocarpum*, *T. sibiricum* и *T. kamtschaticum*), для которых оно определялось многократно, его постоянство можно считать очень вероятным.

Особенно большую роль в эволюции арктических видов рода *Taraxacum* сыграл *T. phymatocarpum* — небольшое растение с цельными листьями и лимонно-желтыми цветками, подобно многим другим реликтовым видам Арктики облигатно приуроченный к обнажениям известняка и близких к нему по химическому составу пород. В настоящее время этот вид распространен почти циркумполярно, но очень спорадически: горы Бырранга на Таймыре, хр. Туора-Сис в низовьях Лены, о. Врангеля и Чукотский п-ов, ряд местонахождений в арктической Америке, Гренландии и на Шпицбергене. Вне Арктики он пока не найден. Этот вид и теперь легко гибридизирует с другими, более активными видами как из секции *Arctica*, так и из секции *Ceratophora*. Так, на Новой Земле он, по-видимому, уже полностью поглощен в результате интрогрессивной гибридизации с очень обычным здесь *T. arcticum* (2n=40), но дал здесь 2 очень близких к нему гибридогенных вида: *A. platylepium* с желтыми цветками и менее шероховатыми семянками и *T. lyngeanum* Hagl., подобно *T. phymatocarpum* имеющий лимонно-желтые цветки, но с менее шероховатыми семянками и пыльниками без пыльцы. Определенное для *T. platylepium* хромосомное число 2n=32 хорошо согласуется с такой гипотезой. Кроме того, на о. Врангеля, где *T. phymatocarpum* и *T. arcticum* встречаются вместе, есть и оба молодых гибридогенных вида: *T. platylepium* и *T. lyngeanum*, хотя они встречаются здесь реже, чем родительские виды. На о. Врангеля известны еще

2 гибридогенных вида такого же происхождения: *T. hyparcticum* с 2n=32 и *T. wrangelicum* с 2n=40. Первый из них более близок к *T. phymatocarpum*, но имеет светло-желтые или желтовато-белые цветки без пыльцы. Кроме о. Врангеля, он распространен в арктической Америке, западной Гренландии и на Чукотском п-ове. Другой вид габитуально и по окраске цветков (они желто-белые) более сходен с *T. arcticum*, имеющим такое же число хромосом, но цветки у него с развитой пыльцой и семянки с более многочисленными шипиками.

Еще больше видов могло образоваться при гибридизации *T. phymatocarpum* с более далекими от него видами секции *Ceratophora*: *T. macilentum* (2n=24, 32), *T. lateritium* (2n=24, 32) и *T. korjakorum* (2n=24, 48). Результатом интрогрессивной гибридизации в этом случае можно считать относительно узкие эндемики *T. taimyrense* Tzvel. на Таймыре и *T. lenense* Tzvel. в низовьях Лены, а также более широко распространенный на северо-востоке Сибири *T. tamarae*. Если у двух первых видов вполне развитая пыльца еще имеется, то у последнего вида пыльца, по-видимому, всегда отсутствует, что хорошо согласуется с высокой степенью плоидности его хромосомного числа — 2n=56. Можно предполагать, что *T. tamarae* — результат гибридизации *T. phymatocarpum* (2n=24) и 32-хромосомными особями *T. macilentum*.

Другой постоянно имеющий 2n=24 вид — *T. sibiricum*, по-видимому, также сыграл важную роль в эволюции арктических одуванчиков. Так, вполне вероятно, что этот вид вместе с упомянутым выше *T. holmenianum* (2n=16), а, возможно, также при участии азиатского высокогорного вида *T. glabrum* (2n=24) дали начало такому широко распространенному в Арктике виду, как *T. arcticum* (2n=40), и тесно примыкающим к нему видам *T. zhukovae* (2n=24, 32, 48) и *T. jurtzevii* (2n=32). Распространенный на Аляске, Чукотском п-ове и о. Врангеля вид *T. alascanum* (2n=32, реже 24), по-видимому, происходит от гибридизации *T. sibiricum* с другим относительно древним, но восточно-азиатским видом *T. kamtschaticum* (2n=24), нередким в горах Камчатки. Все эти 3 вида имеют вполне развитую пыльцу. По морфологическим признакам *T. alascanum* занимает промежуточное положение между двумя предполагаемыми родительскими видами, отличаясь от *T. sibiricum* более тупыми лопастями листьев без дополнительных долек, а от *T. kamtschaticum* — темно-зелеными наружными листочками обертки и менее тупыми лопастями листьев. Мелкие экземпляры *T. sibiricum* трудно отличимы от *T. alascanum*, и не исключено, что у таких экземпляров число 2n=24, приводимое для двух образцов *T. alascanum*.

Виды секции *Ceratophora*, имеющие, кроме 2n=24, более высокое хромосомное число 2n=32: *T. macilentum*, *T. lateritium*, *T. ceratophorum*, *T. macroceras*, *T. albescens* и *T. anderssonii*, отличаются от рассмотренных выше видов секции *Arctica*, постоянно имеющих 2n=24, присутствием особей не только с развитой пыльцой в цветках, но и особей без пыльцы, что может быть связано или с интрогрессивной гибридизацией, или с хромосомными перестройками. Различить особи с 2n=24 и 2n=32 по морфологическим признакам здесь не удается, как и связать число 2n=32 с особями, не имеющими пыльцы. Однако, как видно из приведенного выше списка исследованных видов, в пределах очень широко распространенного вида *T. lateritium* разновидность var. *callorhinorum* (Hagl.) Tzvel., лишенная пыльцы, чаще имеет 2n=32, чем типовая разновидность. Также широко распространенный *T. ceratophorum* s. str., для которого выше приводятся числа 2n=24 и 32, имеет более или менее развитую пыльцу хотя бы в пыльниках внутренних цветков корзинок, однако его наиболее высокоарктические популяции, отличающиеся очень мелкими размерами и описанные с Новой Земли под названием *T. novae-zemliae* Holmboe, постоянно не имеют пыльцы. К последнему виду приближаются и особи с о. Врангеля с числом 2n=32. У очень близкого к *T. ceratophorum* вида *T. macroceras* образец с 2n=32 также является более высокоарктическим (бухта Тикси), чем образец с 2n=24. У тесно примыкающего к *T. lateritium*, но менее высокоарктического вида *T. korjakorum* почти всегда 2n=24 (лишь у одного образца с Анюйского нагорья 2n=48, возможно, результат аутополиплоидии), но пыльца у отдельных особей этого вида часто не развивается. Наконец,

в пределах розовоцветкового *T. soczavae* (секция *Arctica*) и белоцветкового *T. stepanovae* (секция *Ceratophora*) образцы с 2n=24 и образцы с 2n=32 имеют некоторые морфологические различия, и оба эти вида, вероятно, заслуживают разделения. Отметим еще, что из 2 исследованных видов секции *Erythrosperma* у заходящего в Арктику *T. jacuticum* хромосомное число выше (2n=32), чем у более южного *T. kuvajevii* (2n=24). Трудно решить, с чем связано в этом случае увеличение плоидности: с гибридизацией или с более суровыми условиями обитания.

У *T. arcticum* (2n=40) и тесно примыкающих к нему видов *T. zhukovae* (2n=32, реже 24 или 48) и *T. jurtzevii* (2n=32) пыльца всегда отсутствует, хотя рыльца цветков у этих видов, по-видимому, могут опыляться пыльцой других видов (особенно *T. phytatocarpum*). Гибридное происхождение их несомненно, хотя установить в этом случае родительские виды нелегко, так как сам *T. arcticum* — вид достаточно древний. Выше уже отмечалось, что к числу возможных предков этого вида могут быть отнесены *T. holmenianum* (2n=16) и 24-хромосомные виды *T. sibiricum* и *T. glabrum*. В результате гибридизации *T. arcticum* с *T. holmenianum* могли возникнуть и стабилизироваться 32-хромосомные виды *T. zhukovae* и *T. jurtzevii*. Не случайно оба последних вида встречаются только на крайнем северо-востоке Азии, где типичный *T. holmenianum* мог сохраняться в течение всего плейстоцена. Следует отметить, что виды из родства *T. arcticum* имеют белую или желтовато-белую (палевую) окраску цветков и потеря желтого пигмента цветков в этом случае, вероятно, коррелятивно связана с недоразвитием пыльников и потерей способности продуцировать пыльцу. В секции *Ceratophora* фенноскандинавский вид *T. hjeltii* (Dahlst.) Dahlst., заходящий на север Кольского п-ова, отличается от очень близкого сибирского вида *T. longicorne* светло-желтой (а не ярко-желтой) окраской цветков и полным отсутствием пыльцы.

Стоит внести некоторые коррективы в более ранние публикации о числах хромосом у *Taraxacum*. Так, опубликованное для *T. ceratophorum* число 2n=56 (Петровский, Жукова, 1981, 1983) следует относить к *T. tamarae*. Приводившееся для *T. hyparcticum* число 2n=24 (Жукова, 1982; Петровский, Жукова, 1981, 1983) здесь отнесено к *T. phytatocarpum*. В то же время указания 2n=32 для *T. phytatocarpum* (Жукова, Петровский, 1972; Петровский, Жукова, 1983) надо относить к *T. hyparcticum*. К *T. hyparcticum* ранее были отнесены 2 образца (Петровский, Жукова, 1981), принадлежащих к *T. platylepium*. Указания о числе 2n=32 у *T. sibiricum* (Жукова, 1969; Петровский, Жукова, 1983) принадлежат *T. alascanum*.

В заключение нельзя не отметить сложность взаимоотношений между изученными видами одуванчика. Впрочем не менее сложны они и во многих высокогорных районах Евразии, например на Памире или в Закавказье, где кариологически одуванчики еще не изучались. На примере ряда арктических видов, основываясь на их морфологии и хромосомных числах, мы попытались показать большое значение гибридизации в эволюции этого рода, следствием которой можно считать появление более молодых видов с более высокими хромосомными числами и нередко полной потерей пыльцы. Оба признака — хромосомное число и присутствие или отсутствие пыльцы — у одних видов постоянны, у других нет. Таким же образом проявляют себя и многие другие признаки, используемые в систематике одуванчиков (например, присутствие или отсутствие рожков на листочках обертки), что сильно затрудняет составление таблиц для определения видов. Во всяком случае никак не следует формально переносить данные, полученные на основании изучения одних видов, на другие, что иногда делается.

ЛИТЕРАТУРА

Аревшатян И. Г. Род *Taraxacum* (*Asteraceae*) в Армянской ССР. — Бот. журн., 1984, т. 69, № 10, с. 1379—1384. — *Жукова П. Г.* Числа хромосом у некоторых видов растений северо-востока СССР, IV. — Бот. журн., 1969, т. 54, № 12, с. 1985—1990. — *Жукова П. Г.* Числа хромосом некоторых видов растений северо-востока Азии. — Бот. журн., 1982, т. 67, № 3, с. 360—365. — *Жукова П. Г., Петровский В. В.* Хромосомные числа некоторых цветковых растений острова Врангеля, II. — Бот. журн., 1972, т. 57, № 4, с. 554—563. — *Жу-*

кова П. Г., Петровский В. В. Хромосомные числа и таксономия некоторых видов растений Анюйского нагорья. — Бот. журн., 1980, т. 65, № 5, с. 651—659. — *Петровский В. В., Жукова П. Г.* Хромосомные числа и таксономия некоторых видов растений острова Врангеля. Бот. журн., 1981, т. 66, № 3, с. 380—387. — *Петровский В. В., Жукова П. Г.* Полиплоиды и диплоиды во флоре сосудистых растений острова Врангеля. — Бот. журн., 1983, т. 68, № 6, с. 749—760. — *Цвелев Н. Н., Юрцев Б. А.* Новые виды одуванчиков (*Taraxacum* Wigg., *Asteraceae*) флоры СССР. — Нов. сист. высш. раст., 1984, т. 21, с. 187—202. — *Doll R.* Grundriss der Evolution der Gattung *Taraxacum* Zin. — Fed. Repert., 1982, Bd 93, Hf 7—8, S. 481—624. — *Richards A. J.* The origin of *Taraxacum* agamospecies. — Bot. J. Linn. Soc. (London), 1973, vol. 66, N 3, p. 189—211. — *Sterk A. A., Nijs J. C. M., den, Kreune W.* Sexual and agamospermous *Taraxacum* species in the Netherlands. — Acta Bot. Neerl., 1982, vol. 31, N 3, p. 227—237.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 17 III 1986.

УДК 581.55 (571.511.8)

Бот. журн., т. 71, № 12

Ходачек Е. А.

ОСНОВНЫЕ РАСТИТЕЛЬНЫЕ СООБЩЕСТВА ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ ОСТРОВА ОКТЯБРЬСКОЙ РЕВОЛЮЦИИ (СЕВЕРНАЯ ЗЕМЛЯ)

E. A. KHODACHEK. THE MAIN PLANT COMMUNITIES IN THE WESTERN PART OF THE OCTOBER REVOLUTION ISLAND (SEVERNAYA ZEMLYA)

Описаны природные условия западной части о. Октябрьской Революции в районе мыса Ватутина (п-ов Жилой); приводятся сведения о флоре и растительности, дана характеристика фоновых сообществ и их экотопов. Изучены снеговой режим, динамика оттаивания мерзлоты, температуры воздуха на высоте 2 м и 15 см, а также почвы — на ее поверхности и на разных глубинах до слоя вечной мерзлоты.

Адаптационные возможности растений наиболее ярко проявляются на крайнем пределе их распространения. С этой точки зрения очень важно изучение биологии растений в высоких широтах Арктики. Особый интерес представляют ботанические исследования на островах Северного Ледовитого океана. Таких работ проводится еще очень мало. Их результаты приведены в сводке В. Д. Александровой (1983). Для Северной Земли такие сведения отсутствуют. В связи с этим нами были начаты работы на о. Октябрьской Революции, целью которых было изучение семенного размножения растений этого района, выявление особенностей их репродукционного процесса и адаптационных возможностей генеративной сферы.[1]

В западной части о. Октябрьской Революции, в районе мыса Ватутина (п-ов Жилой) в течение трех лет (1979, 1980, 1982) проводились исследования по программе полустационара. Кроме вопросов, связанных с семенным размножением (сезонное развитие, семенная продуктивность, всхожесть семян, запас семян в почве, изучение всходов и др.), мы изучали флору и растительность, экологические характеристики местообитаний фоновых сообществ (снеговой и термический режимы, динамика и глубина оттаивания мерзлоты), климатические условия района.

Данная статья посвящена изучению растительности п-ова Жилого, характеристике фоновых сообществ и их экотопов.

Полуостров Жилой представляет собой равнину, сложенную песчаниками, глинистыми сланцами, известняками, перекрытыми мощным слоем (до 50 м) четвертичных отложений (песками, глинами, алевритами). Климат конти-

---

[1] Работы на Северной Земле являются продолжением исследований семенного размножения арктических растений, начатых в 1967 г. на Западном Таймыре в подзонах южных и типичных тундр.

нентальный, годовая амплитуда среднемесячных температур составляет 30° (Симонов, Юнак, 1981). Полуостров прикрыт от проникновения северных ветров рядом возвышенностей (200—300 м над ур. м.) и ледниками Вавилова и Дежнева (400—900 м), что ведет к повышению летних температур на 1—2° по сравнению с близлежащими островами архипелага Седова (Семенов, 1966, 1968; Мордвинов, 1981). Среднемесячная температура июля +2.6 °C (в отдельные годы до +4°), максимальные температуры достигают +14°.[2] В августе средняя температура составляет +1°, максимальные температуры еще положительные (иногда до +10 °C), но минимальные — чаще всего отрицательные (табл. 1). Отрицательные температуры становятся устойчивыми во второй половине сентября.[3] Продолжительность периода с положительными среднесуточными температурами — в среднем 2 месяца. Осадков выпадает от 100 до 230 мм в год (Семенов, 1966). Постоянный снежный покров устанавливается в конце августа—начале сентября и лежит до конца июня. Максимальная глубина снежного покрова на плакорах — 40 см. Окончательно снег сходит в начале июля. Мерзлота начинает оттаивать сразу после схода снега. Максимальная глубина сезонного оттаивания (50 см) отмечена нами 25 августа.

Для жизни растений в высоких широтах Арктики важна температура приземного слоя воздуха и верхних слоев почв. В районе исследования температура приземного слоя воздуха (на высоте 15 см) в теплую солнечную погоду в дневные часы примерно на 1° выше, чем на высоте 2 м (табл. 2). В вечерние часы эта разница снижается до нескольких десятых градуса. В пасмурную, ветреную или прохладную погоду эти различия совсем незначительны (см. табл. 2). Сходные данные получила Е. Н. Романова (1971) в подзоне типичных тундр Западного Таймыра. Голый грунт в теплую солнечную погоду в дневные часы нагревается примерно на 1° сильнее, чем приземный слой воздуха, причем освещенные солнцем пятна имеют температуры на 2—3° выше затененных. В пасмурную, ветреную или прохладную погоду эта разница сглаживается. В холодную же погоду, особенно без ветра, поверхность голого грунта на 1—1.5° теплее приземного слоя воздуха.

Отмечена также разница в температуре поверхности растительного покрова и голого грунта. В теплую солнечную погоду без ветра в дневные часы растительный покров нагревается на 1—3° сильнее поверхности голого грунта. В вечерние часы эта разница почти исчезает. Романова (1971) объясняет это явление

ТАБЛИЦА 1

Среднемесячные температуры воздуха на о. Октябрьской Революции (п-ов Жилой)

Год	Июнь			Июль			Август			Сентябрь		
	средняя месячная	минимальная	максимальная	средняя месячная	минимальная	максимальная	средняя месячная	минимальная	максимальная	средняя месячная	минимальная	максимальная
1966	−2.9	−11.0	+6.0	+2.3	−3.0	+12.5	+2.1	−4.0	+11.2	−3.0	−9.0	+3.5
1967	−2.2	−13.0	+3.6	+1.6	−1.5	+7.0	+0.7	−5.0	+11.3	−3.5	−14.0	+2.5
1968	−1.2	−11.2	+10.6	+2.3	−1.5	+9.0	+1.2	−6.3	+8.5	−4.2	−20.0	+1.6
1969	−0.1	−0.6	+7.5	+4.0	−2.0	+14.0	+0.9	−8.0	+10.2	−3.8	−10.5	+0.5
1970	−0.9	−8.0	+3.4	+2.6	−2.0	+9.2	+0.7	−7.0	+8.2	−6.2	−19.2	+1.5
Сумма за 5 лет	−7.3	−49.2	+31.1	+10.8	−10.0	+51.7	+5.6	−30.0	+49.4	−20.7	−72.7	+9.6
Средние за 5 лет	−1.5	−9.8	+6.2	+2.6	−2.0	+10.4	+1.1	−6.0	+9.9	−4.1	−14.5	+1.9

[2] Повышение среднемесячных температур воздуха в июле в данном районе до +3.5 ° отмечают и другие исследователи (Симонов, Юнак, 1981).

[3] Температурные характеристики (средние за 5 лет) приводятся по материалам сотрудников Ленинградского гидрографического предприятия (ЛГП), которых мы благодарим за предоставленную возможность пользоваться этими данными.

ТАБЛИЦА 2

Температура воздуха, поверхности голого грунта и растительной дернины на стационарных участках 2 и 3 при разных типах погоды (1982 г.)

Тип погоды	Дата	Время измерения, ч	Температура, °С							
			воздуха (от уровня почвы)				почвы			
			на высоте 15 см		на высоте 2 м		голого грунта		растительной дернины	
			2	3	2	3	2	3	2	3
Солнечная, теплая, без ветра	16.VIII	14	6.0	5.0	5.2	4.0	6.7	5.9	9.6	6.9
		21	3.6	3.9	3.5	3.3	3.6	4.4	3.9	4.2
Солнечная, прохладная, ветер ССЗ (2—3 м/с)	12.VIII	21	1.4	2.4	1.2	2.0	1.2	2.3	1.1	2.5
Теплая, пасмурная, ветер ЮВ (5—6 м/с)	30.VIII	12	2.4	3.1	2.1	2.9	2.7	2.9	3.0	3.1
Прохладная облачная, ветер ССЗ (4—5 м/с)	15.VIII	20	1.9	1.3	2.2	1.3	1.6	1.4	1.4	0.75
Холодная, с туманом без ветра	31.VIII	21	0.9	0.9	0.8	0.8	2.4	2.0	2.6	1.6
Солнечная, ясная, без ветра, лежит снег	2.IX	12	—1.0	3.1	—1.3	2.1	0.2	2.7	0.5	3.1

притоком в ночное время тепла из более глубоких слоев почвы к ее поверхности,[4] однако, вероятнее всего, это выравнивание температуры к вечеру происходит за счет более быстрого охлаждения растительной дернины. Об этом свидетельствуют полученные нами данные. Температура поверхности голого грунта к вечеру после теплого солнечного дня (16 августа) снижалась на 1.5—3, а поверхности растительного покрова — почти на 3—6° (см. табл. 2).

Температурный режим почвы под растительным покровом и на пятнах голого грунта имеет некоторые различия. Почва на пятнах прогревается на бо́льшую глубину (до 35 см), чем под растительным покровом (не более 30 см). Все слои почвы на пятнах имеют температуру несколько выше, чем соответствующие слои под растительным покровом. Особенно эта разница заметна на участках с супесчаными почвами (4-ый участок). После теплого солнечного дня она составляла 2—2.5 °С (табл. 3).

Флора о. Октябрьской Революции насчитывает 71 вид сосудистых растений (Сафронова, 1981).[5] Из них на п-ове Жилом мы собрали 47 видов. Следовательно, почти 70 % флоры острова площадью около 4 тыс. км² сосредоточено на территории всего лишь около 25 км². Автором настоящей статьи получены дополнительные сведения о распространении редких для острова видов. На полуострове найдены *Draba kjellmanii* (на каменистой гряде) — вид, не указанный во флоре о. Октябрьской Революции (Сафронова, 1981), а также ранее здесь не собранные *Luzula confusa*, *Potentilla hyparctica* — на высоком песчаном берегу; *Festuca hyperborea* — в переувлажненной предгорной долине, *Braya purpurascens* — на суглинистых участках с обилием щебня. Интересно, что *Poa lindebergii*, отмеченный И. Н. Сафроновой для Центральной части острова в единственном экземпляре мы обнаружили в большом числе на п-ове Жилом в антропогенных сообществах. В бриофлоре полуострова видов и разновидностей листостебельных мхов 51, что в 2.5 раза превышает сборы В. П. Савича (Савич Л., 1936) с Северной Земли (табл. 4).[6] В растительном покрове преобладают *Ditrichum flexicaule*, *Distichium capillaceum*, *Tomenthypnum nitens*, *Hylocomium splendens* var. *alaskanum* и др. (табл. 4). Среди мхов найден *Mnium rugicum*. Представители

[4] Такой приток тепла, видимо, более характерен для почв умеренных широт. В высоких же широтах Арктики тепло, попадая в глубь почвы, идет на оттаивание мерзлоты.

[5] Включая *Sparganium hyperboreum* Laest., найденный в 1985 г. сотрудником АА НИИ М. В. Гаврило, названия видов цветковых приводятся по: Арктическая флора СССР (1960—1985).

[6] Видовой состав мхов определен О. М. Афониной и Л. Каннукене, названия видов приводятся по: А. Л. Абрамова и др. (1961).

ТАБЛИЦА 3

Распределение температуры в почве по глубине (см) в 1982 г.

№ участка, время наблюдений	На пятнах голого грунта							На участках с растительным покровом					
	5	10	15	20	25	30	35	5	10	15	20	25	30
12 августа, 21 ч (после теплого солнечного дня)													
уч. 2	1.7	1.7	1.4	0.7	0.2 мерзлота			1.5	1.1	0.4	0.2 мерзлота		
уч. 3	2.8	3.0	2.6	2.5	2.5	2.0	0.5	2.7	2.7	2.5	2.1	1.4	0.7
15 августа, 21 ч.													
уч. 1	2.1	2.2	2.2	2.1	1.7	0.9	0.2	1.9	1.7	1.4	1.1	1.1	0.4
уч. 4	1.5	1.7	1.7	1.6	1.2	1.0	—0.1	1.8	1.5	1.3	0.9	0.4 мерзлота	
16 августа, 21 ч (после теплого солнечного дня)													
уч. 1	3.7	3.4	2.9	2.2	1.6	0.9	0.2	3.5	3.5	2.0	1.2	0.9	0.6 мерзлота
уч. 4	4.1	3.6	3.0	2.5	1.5	0.9	0.6 мерзлота	1.7	1.2	0.9	0.3 мерзлота		
23 августа, 21 ч													
уч. 1	2.4	2.0	1.7	1.3	0.8	0.7	0.2 мерзлота	2.6	2.4	1.9	1.4	1.0	0.2
уч. 4	2.3	2.3	2.1	1.9	1.3	1.1	0.7 мерзлота	2.3	2.0	1.7	1.3	1.1	0.4 мерзлота

рода *Mnium* отсутствуют в списке мхов с мыса Челюскин (Благодатских и др., 1979а). Эти авторы считают, что общее обеднение флоры в полярных пустынях по сравнению с тундровой зоной происходит за счет полного отсутствия сфагновых мхов и представителей сем. *Mniaceae*. Однако последние указываются для Шпицбергена, Новой Земли, о. Визе (Савич, 1936), а также для Земли Франца-Иосифа (Савич, 1936; Александрова, 1983). На п-ове Жилом мы собрали также *Ortothecium rufescens*, который раньше отмечали только для п-ова Гыдан и материковых частей Сибирской Арктики (Абрамова и др., 1961), *Bryum weigelii*, *Cinclidium arcticum*, *Scorpidium turgescens*, *Barbula rigidula*, ранее не найденные в полярных пустынях.

Список собранных нами лишайников насчитывает 46 видов. Виды в этом списке относятся к 24 родам и 15 семействам. В растительном покрове п-ова Жилого наибольшую роль играют *Peltigera rufescens*, *Solarina saccata*, *Lecidea assimilata*, *L. ememtiens*, *Cetraria islandica*, *C. delisei*, *C. cucullata*, *Dactylina ramulosa*, *Cladonia gracilis*, *C. pocillum*, *Xanthoria elegans*, *Rinodina turfacea* (Андреев, 1983).

Одной из особенностей района является широкое распространение сообществ с несомкнутым покровом (пятнистых). Здесь они встречаются на самых разнообразных элементах мезорельефа в отличие от арктических и типичных тундр, где участки со сплошным покровом растений распространены еще довольно широко. На п-ове Жилом в связи с равнинным рельефом зарастание грунта происходит очень медленно, а сильное переувлажнение в период снеготаяния задерживает его еще более.

Широко распространены разнотравно-злаково-моховые кочковатые пятнистые сообщества равнинных участков (12 м над ур. м.) с легкосуглинистыми почвами, которые относятся к наиболее заснеженным в районе исследования. Здесь отмечена наибольшая для плакорных сообществ глубина снежного покрова (40 см) (рис. 1). Эти участки последними (5 июля) освобождаются от снега, если не считать днища распадков, где он лежит до середины, иногда до конца июля (рис. 1, 2). Избыточное увлажнение из-за долгого таяния снега, вероятно, способствует более интенсивному оттаиванию мерзлоты. Здесь глубины оттаивания близки к максимальным (45—48 см) (рис. 3). Из-за длительного переувлажнения в весеннее и летнее время зарастание грунта идет особенно медленно. Растительность в основном представлена отдельными куртинами, напоминающими кочки. Во влажные годы пространство между ними занято водой почти все лето. В такие годы семена, попадающие в эти сообщества, видимо, частично загнивают, а всходы не могут закрепиться. Общее проективное покрытие (ПП) растительности 30 %.[7] Остальную площадь занимает грунт, в большей своей части покрытый только корочкой накипных лишайников. Проективное покрытие мхов — 30, цветковых — 10—20, кустистых и листоватых лишайников — 5 %. Из цветковых доминируют *Poa abbreviata*, *Deschampsia brevifolia*, *Saxifraga oppositifolia*, *S. cespitosa*, *Papaver polare*, из мхов наиболее распространены *Ditrichum flexicaule*, *Rhacomitrium lanuginosum*, *Aulacomnium turgidum*, *Tomenthypnum nitens*, *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*, из лишайников *Cetraria cucullata*, *C. islandica*, *Thamnolia subuliformis*, *Cladonia pocillum* (табл. 4). Всего в сообществе 29 видов цветковых, 5 — лишайников, 9 — мхов.

На плоских вершинах увалов (31 м над ур. м.) на легких суглинках распространены лишайниково-злаково-разнотравно-ивково-моховые пятнистые сообщества. Местообитания, занимаемые этими сообществами, относятся к малозаснеженным. Максимальная глубина снежного покрова здесь составляет 31 см (см. рис. 1). Такие участки одними из первых в районе освобождаются от снега (в конце июня) (рис. 2). Дренаж этих участков значительно лучше предыдущих. Здесь отмечены минимальные величины слоя летнего оттаивания (22—35 см) (рис. 3). В сухие годы эти участки быстро высыхают. Пятна грунта, покрытые корочкой накипных лишайников округлой формы, занимают 20—40 % площади. Пространство между пятнами занято толстым слоем мха (8—15 см). Общее ПП растительности 60—80 %, мхами покрыто 50, цветковыми — 30 % площади.

---

[7] Общее проективное покрытие приводится для всех сообществ без учета накипных лишайников, которые занимают немногим более половины поверхности пятен.

ТАБЛИЦА 4

Видовой состав пятнистых растительных сообществ п-ова Жилого

Вид	Лишайниково-ивково-разнотравно-моховые	Разнотравно-злаково-моховые кочковатые	Лишайниково-злаково-разнотравно-ивково-моховые	Лишайниково-разнотравно-моховые	Другие сообщества
Цветковые					
Alopecurus alpinus Sm.	1	2	1	+	+
Arctagrostis latifolia (R. Br.) Griseb.	—	—	+	—	—
Deschampsia brevifolia R. Br.	1	3	1	+	+
Pleuropogon sabinii R. Br.	—	—	—	—	+
Poa arctica R. Br. var. *vivipara*	—	—	—	—	+
P. lindebergii Tzvel.	—	—	—	—	+
P. alpigena (Fr.) Lindm.	+	+	+	—	+
P. alpigena var. *colpodea* (Th. Fries) Schland.	+	1	1	+	+
P. abbreviata R. Br.	1	2	1	+	+
Dupontia fischeri R. Br.	+	—	—	—	+
Phippsia algida (Soland) R. Br.	+	1	1	+	+
Puccinellia angustata (R. Br.) Rand et Redf.	+	+	+	+	+
Festuca hyperborea Holmen	—	—	—	—	+
Carex ensifolia (Turcz. ex Gorodk.) V. Krecz. subsp. *arctisibirica* Jurtz.	—	—	+	—	—
Juncus biglumis L.	+	1	—	+	+
Luzula confusa Lindb.	—	—	—	—	+
L. nivalis Laest.	+	1	+	+	+
Salix polaris Wahlenb.	3	—	10	+	+
Oxyria digyna (L.) Hill.	+	+	+	+	+
Stellaria edwardsii R. Br.	+	+	+	2	+
Cerastium regelii Ostenf. subsp. *cespitosum* (Malmgr.) Tolm.	+	+	+	1	+
C. beeringianum subsp. *bialynickii* Tolm.	1	1	2	3	+
Minuartia rubella (Wahlenb.) Hiern	1	1	+	1	+
Ranunculus sulphureus Soland.	1	+	1	2	+
R. sabinii R. Br.	+	+	+	+	+
Papaver polare (Tolm.) Perf. (*P. radicatum* Rottb. subsp. *polare* Tolm.)	2	2	2	5	+
Braya purpurascens (R. Br.) Bunge	—	—	—	—	+
Cardamine bellidifolia L.	+	+	1	+	+
Draba subcapitata Simmons	1	1	1	2	+
D. oblongata R. Br.	+	—	+	+	+
D. paucifolia R. Br.	—	—	+	+	+
D. alpina L.	—	—	+	+	+
D. macrocarpa Adams	1	1	1	+	+
D. kjellmanii Lid ex Ekman	—	—	—	—	+
Saxifraga nivalis L.	+	+	1	1	+
S. tenuis (Wahl.) H. Smith	+	+	+	1	+
S. foliolosa R. Br.	+	+	+	+	+
S. hirculus L.	+	—	+	—	+
S. platysepala (Trautv.) Tolm.	+	—	+	+	+
S. cernua L.	+	+	+	+	+
S. cespitosa L.	3	1	2	3	+
S. hyperborea R. Br. (*S. rivularis* auct.)	+	+	+	—	+
S. oppositifolia L.	3	2	3	5	+
Chrysosplenium alternifolium L.	+	—	—	—	+
Potentilla hyparctica Malte (*P. emarginata* Pursh.)	—	—	—	—	+
Eritrichium villosum (Ledeb.) Bunge subsp. *villosum*	1	+	1	3	+
Cochlearia groenlandica L.	+	+	+	1	+
Мхи					
Polytrichastrum alpinum Hedw.	—	—	—	—	
Polytrichastrum sp.	—	—	—	—	
Ditrichum flexicaule (Schwaegr.) Hampe.	·	·	·	·	
Distichium capillaceum (Hedw.) B. S. G.	·	·	·	·	
Dicranum spadiceum Zett.	—	—	·	·	
D. angustum Lindb.	·	—	·	·	

Вид	Лишайниково-ивково-разнотравно-моховые	Разнотравно-злаково моховые кочковатые	Лишайниково-злаково-разнотравно-ивково-моховые	Лишайниково-разнотравно-моховые	Другие сообщества
Dicranum sp.	—	—	·	—	·
Encalypta alpina Sm.	·	—	—	—	—
Encalypta sp.	·	·	—	—	·
Tortula ruralis (Hedw.) Crome.	·	·	—	—	·
Tortula sp.	·	—	—	—	—
Trichostomum cuspidatissium Card. et Ther.	·	—	—	—	—
Barbula rigidula (Hedw.) Milde	·	—	—	—	—
Schistidium apocarpum (Hedw.) B. S. G.	·	—	—	—	—
Rhacomitrium lanuginosum (Hedw.) Brid.	·	—	·	—	·
Rhacomitrium sp.	—	—	·	—	—
Tetraplodon mnioides (Hedw.) B. S. G.	—	—	·	—	—
T. urceolatus	—	—	·	—	—
Pohlia cruda (Hedw.) Lindb.	—	—	·	—	·
Pohlia sp.	—	—	—	—	·
Bryum tortifolium Brid.	—	—	—	—	·
Bryum sp.	·	·	—	—	—
B. weigelii Spreng.	·	·	—	—	—
Mnium rugicum Laur.	—	—	—	—	·
Aulacomnium turgidum (Wahlenb.) Schwaerg.	·	—	·	—	—
Timmia austriaca Hedw.	·	—	—	—	—
T. austriaca var. *arctica* (Kindb.) Arn.	—	—	·	—	—
Timmia sp.	—	—	·	—	—
Orthotrichum sp.	·	—	—	—	—
Myurella julacea (Schwaerg.) B. S. G.	·	·	—	—	—
Compylium zemliae G. Jens.	·	—	—	—	—
Drepanocladus sp.	·	·	·	—	—
D. uncinatus (Hedw.) Warnst.	·	—	·	—	—
D. revolvens (Turn.) Warnst.	·	—	—	—	—
D. lycopodioides (Schwaegr.) Warnst.	·	—	—	—	—
Scorpidium turgescens (Th. Jens.) Mönkem	—	—	—	—	·
Calliergon sp.	—	—	—	—	·
C. giganteum (Schimp.) Kindb.	—	—	—	—	·
Tomenthypnum nitens (Hedw.) Loeske.		·	·	·	·
Brachythecium sp.		—	—	—	·
Orthothecium chryseum (Schwaegr.) B. S. G.		·	—	—	—
O. rufescens (Brid.) Br. Sch. et Gmb.		—	—	—	—
Hypnum bambergii Schimp.		·	—	—	—
Hylocomium splendens (Hedw.) B. S. G. var. *alaskanum* (Lesq. et James) Limpr.		—	·	—	—
Tortella sp.		—	—	—	—
Cirriphyllum cirrosum (Hedw.) Grout.	·	—	—	—	—
Grimmia sp.	·	—	—	—	—
Bryoerythrophyllum recurvirostre (Hedw.) Chen.	—	—	—	—	·
Cinclidium arcticum (Br., Sch. et Gmb.) Schimp.	—	—	—	—	·
Barbula rigidula (Hedw.) Milde	·	—	—	—	—
Лишайники					
Peltigera aphthosa (L.) Willd.	—	—	·	—	—
P. canina (L.) Willd.	—	—	·	—	—
P. rufescens (Weis.) Humb.	·	·	—	—	—
P. scabrosa Th. Fr.	·	—	—	—	—
Solarina saccata (L.) Ach.	—	—	·	—	—
Pannaria pezizoides (Web.) Trevis.	—	—	·	—	—
Psoroma hypnorum (Vahl.) S. Gray.	—	—	·	—	—
Lecidea assimilata Nyl.	·	—	·	—	—
L. ememtiens Nyl.	·	—	—	—	—
L. lapicida (Ach.) Ach.	·	—	—	—	—
Rhizocarpon geographicum (L.) Müll. Arg.	·	—	—	—	—
R. disporum (Naeg.) Müll. Arg.	·	—	—	—	—
Lecanora epiryon Ach.	·	—	—	—	—

Вид	Лишайниково-ивково-разнотравно-моховые	Разнотравно-злаково-моховые кочковатые	Лишайниково-злаково-разнотравно-ивково-моховые	Лишайниково-разнотравно-моховые	Другие сообщества
Placolecanora alphoplaca (Wahlenb.) Räs.	—	—	—	—	·
Parmelia infumata Nyl.	—	—	·	—	—
P. omphalodes (L.) Ach.	·	—	·	—	—
Cetraria tilesii Ach.	—	—	—	—	·
C. islandica (L.) Ach.	·	·	·	—	—
C. delisei (Bory) Th. Fr.	·	—	·	—	—
C. fastigiata (Del. ex Nyl.) Kärnef.	—	—	—	—	·
C. nivalis (L.) Ach.	·	—	·	—	—
C. cucullata (Bellardi) Ach.	·	·	·	—	—
Dactylina madreporiformis (Ach.) Tuck.	·	—	—	—	—
D. ramulosa (Hock.) Tuck.	·	—	·	—	—
Alectoria nigricans (Ach.) Nyl.	·	—	·	—	—
A. ochroleuca (Hoffm.) Mascal.	—	—	·	—	—
Stereocaulon arenarium (Savicz) M. Lamb.	—	—	—	—	·
S. rivulorum H. Magn.	·	—	·	—	—
Cladonia gracilis (L.) Willd.	—	—	·	—	—
C. macroceras (Flk.) Ahti	—	—	·	—	—
C. phyllophora Hoffm.	—	—	·	—	—
C. pyxidata (L.) Hoffm.	—	—	—	—	·
C. pocillum (Ach.) O. J. Rich.	·	·	·	—	—
Thamnolia subuliformis (Ehrn.) W. Culb.	—	·	—	—	—
T. vermicularis (Sw.) Ach. ex Schaer.	·	—	·	—	—
Ochrolechia frigida (Sw.) Lynge.	·	—	·	—	—
O. gonatodes (Ach.) Räs.	·	—	·	—	—
Candelariella vitelliana (Ehrh.) Müll. Arg.	·	—	·	—	—
Caloplaca cinnamomea (Th. Fr.) Oliv.	—	—	—	—	·
Xanthoria elegans (Link.) Th. Fr.	·	—	·	—	—
X. sorediata (Vain.) Poelt.	—	—	—	—	·
Rinodina turfacea (Ach.) Koerb.	·	—	·	—	—
Physcia caesia (Hoffm.) Hampe.	—	—	·	—	—
Physconia muscigena (Ach.) Poelt.	·	—	·	—	—
Arthroraphis citrinella (Ach.) Poelt var. *alpina* (Schaer.) Poelt.	—	·	—	—	—
Lepraria membranaceae (Dichs.) Lett.	—	—	—	—	

Примечание. Плюс — вид имеет проективное покрытие меньше 1 %; минус — отсутствие вида; точка — вид встречается в данном сообществе единично; цифры — покрытие вида.

Хорошо развиты кустистые и листоватые лишайники (20 %). Из цветковых основной доминант — *Salix polaris*, который вместе с другими видами (*Saxifraga oppositifolia*, *S. cespitosa*, *Eritrichium villosum*) является хорошим задернителем. В результате зарастание идет быстрее, чем в других сообществах. Кроме перечисленных растений, обычны *Saxifraga nivalis*, *S. tenuis*, *S. hirculus*, *S. platysepala*, *Papaver polare*, *Ranunculus sulphureus*, *R. sabinii*. Всего цветковых 36 видов. Для мхов (18 видов) характерна полидоминантность: *Ditrichum flexicaule*, *Rhacomitrium lanuginosum*, *Orthothecium chryseum*, *Aulacomnium turgidum*, *Tomenthypnum nitens*, *Myurella julacea*, *Hylocomium splendens* var. *alaskanum* и т. д. (табл. 4). Из 28 видов листоватых и кустистых лишайников доминируют *Cetraria islandica*, *C. cucullata*, *Thamnolia vermicularis*, *Alectoria nigricans*, *A. ochroleuca*, *Peltigera aphtosa* (табл. 4).

Промежуточное положение между двумя вышеописанными сообществами по условиям увлажнения занимают полосчатые лишайниково-ивково-разнотравно-моховые сообщества, характерные для верхних и средних частей восточных склонов. Почвы на этих участках легкосуглинистые со щебнем. По характеру заснеженности местообитания этих сообществ сходны с равнинными участками. Максимальная глубина снежного покрова здесь 40 см (рис. 1). Снег стаивает в начале июля (рис. 1, 2). По глубине оттаивания мерзлоты эти участки тоже приближаются к равнинным. Здесь отмечены максимальные ее значе-

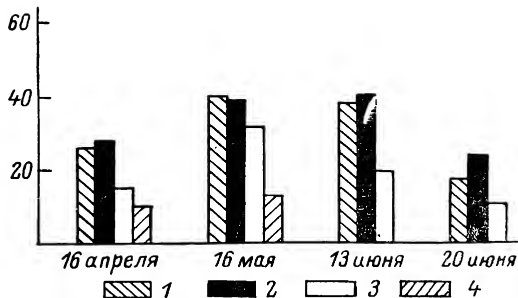


Рис. 1. Глубина снежного покрова на стационарных участках (см) в разные сроки (1981 г.).

1 — полосчатые лишайниково-ивково-разнотравно-моховые сообщества верхних и средних частей восточных склонов; *2* — разнотравно-злаково-моховые кочковатые пятнистые сообщества равнинных участков; *3* — лишайниково-злаково-разнотравно-ивково-моховые пятнистые на плоских вершинах увалов; *4* — лишайниково-разнотравно-моховые мелкополигональные пятнистые очень пологих склонов южных экспозиций.

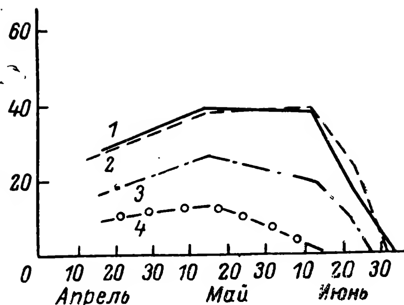


Рис. 2. Сезонная динамика схода снега на стационарных участках (1981 г.).

Обозначения те же, что и на рис. 1.

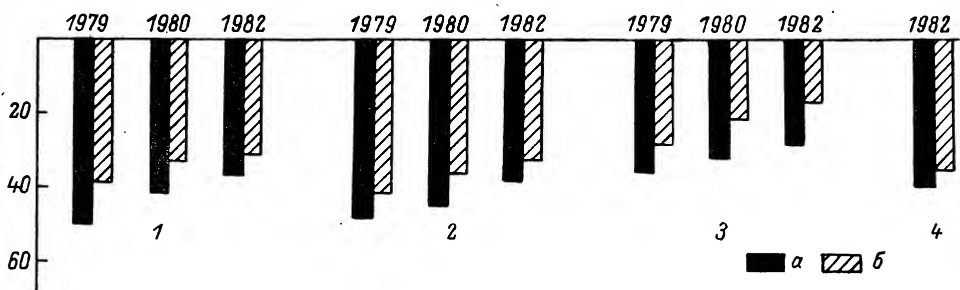


Рис. 3. Глубина оттаивания мерзлоты на стационарных участках в разные годы на пятнах голого грунта и под растительным покровом (в трещинах).

а — пятно голого грунта, *б* — трещина. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

ния — 50 см. Пятна в виде полос, вытянутых вдоль склонов, возникают в результате неравномерного зарастания грунта в связи с особенностями распределения влаги по поверхности склона. Морозобойные трещины, по которым идет сток воды, быстрее зарастают, чем более дренированные пространства между трещинами, подверженные летом пересыханию, а зимой растрескиванию. Общее проективное покрытие растительности 50—60, ПП цветковых — 20, мхов — 50, лишайников — 20 %. Из 36 видов цветковых доминируют *Saxifraga oppositifolia*, *S. cespitosa*, *Eritrichium villosum*, *Papaver polare*, *Salix polaris*, *Ranunculus sulphureus* (табл. 4). Для мхов (26 видов) характерна полидоминантность. Их видовой состав сходен с предыдущим сообществом. Из лишайников (26 видов) доминируют *Dactylina ramulosa*, *Thamnolia vermicularis*, виды рода *Cetraria* (табл. 4).

На пологих склонах южной экспозиции развиты лишайниково-разнотравно-моховые мелкополигональные пятнистые сообщества. Почвы супесчаные. Эти местообитания раньше всех освобождаются от снега, именно здесь появляются первые в районе исследования цветущие виды. Пятна грунта покрыты лишь накипными лишайниками и занимают 30 % площади, остальная растительность — 70, ПП цветковых — 30, лишайников — 15, мхов — 40 %. Из цветковых доминируют *Saxifraga oppositifolia*, *S. cespitosa*, *Papaver polare*, *Eritrichium villosum*, *Alopecurus alpinus*, *Phippsia algida* (табл. 4). Описанные фитоценозы наиболее распространены в районе исследования, поэтому в них заложены стационарные площадки для изучения семенного размножения растений. Поверхность почвы всех участков разбита морозобойными трещинами на полигоны разной величины: от 20×20 до 60×80 см. Пятна голого грунта чаще всего плоские, реже — слабовыпуклые, валики совершенно отсутствуют.

Из других растительных сообществ в нижних частях склонов северных экспозиций, в долинах ручьев и речек, по днищам распадков развиты злаково-моховые мелкополигональные пятнистые сообщества. У подножий склонов встречаются сильно переувлажненные участки с дюпонциево-моховыми пятнистыми сообществами. На щебнистых участках распространены разнотравно-лишайниковые пятнистые фитоценозы. Луговые группировки и болота в районе исследования отсутствуют. Основной особенностью всех встречающихся сообществ является исключительное однообразие их флористического состава, что, видимо, связано с преобладающим влиянием суровости климата района, по сравнению с влиянием экологических условий конкретных биотопов. На выходах коренных горных пород, на щебнистых почвах изменяются обилие и покрытие видов, но набор их остается очень сходным. Сильно обедняется видовой состав на склонах северных экспозиций, в низинах, у подножий склонов, в долинах ручьев и речек, однако растения, специфические для этих местообитаний, здесь не обнаружены. Виды, занимающие господствующее положение на плакорах, составляют ядро растительного покрова района и имеют широкую экологическую амплитуду. Среди цветковых растений их насчитывается около 30 (табл. 4).

Таким образом, проведенные исследования в западной части о. Октябрьской Революции выявили следующие особенности района: отсутствие сообществ с сомкнутым покровом растений; однообразие флористического состава сообществ разных экотопов, которое позволило выделить флористическое ядро района (около 30 видов), составленное эвритопными видами; значительную роль увлажнения и снегового режима в формировании структуры сообществ, их видового состава, ритма сезонного развития; высокое для полярных пустынь общее проективное покрытие растений (30—80 %, не считая накипных лишайников), в том числе цветковых (10—30 %) в условиях, близких к плакорным, заметное их участие в сложении зональных сообществ (от 29 до 36 видов в одном фитоценозе); отсутствие резкого преобладания мхов над цветковыми (ПП цветковых — до 30, мхов — до 50 %), полидоминантность в моховом покрове, значительное число видов мхов в составе сообществ (от 9 до 26); присутствие, а часто и доминирование в составе плакорных сообществ видов, характерных для более южных районов (из цветковых — это *Salix polaris*, из мхов — *Tomenthypnum nitens*, *Aulacomnium turgidum*, *Hylocomium splendens* var. *alascanum*, а также *Bryum weigelii*, *Ortothecium rufescens*, *Barbula rigidula*, *Scorpidium turgescens*).

По геоботаническому районированию Арктики (Александрова, 1977, 1983) растительность о. Октябрьской Революции архипелага Северная Земля относится к области арктических полярных пустынь. Однако полученные данные показывают, что растительность п-ова Жилого отличается от растительности полярных пустынь других районов Арктики. На мысе Челюскина (Матвеева, 1979) и о. Земля Александры (Александрова, 1983) покрытие цветковыми не превышает 6 %, в сложении растительного покрова участвуют не более 10 видов цветковых, в моховом покрове число видов мхов незначительно, наблюдается доминирование одного вида в сообществе, полидоминантность отсутствует.

В. Д. Александрова (1983) растительность п-ова Жилого считает «экстразональной», а участки с такой растительностью предлагает назвать полярными полупустынями. Однако высокое покрытие растений, в том числе цветковых, богатый видовой состав, значительное участие цветковых, доминирование в некоторых из них кустарничка *Salix polaris*, а из мхов *Tomenthypnum nitens*, *Aulacomnium turgidum*, *Hylocomium splendens* var. *alascanum* наблюдается на равнинных участках, в условиях, близких к плакорным, т. е. в зональных сообществах. Если даже пользоваться критериями Александровой (1977), то растительность изученного нами района более сходна с растительностью арктических тундр, северной их полосы, чем полярных пустынь. Но, по нашему мнению, она сильно отличается и от арктических тундр. В связи с перечисленными особенностями нам представляется более логичным назвать растительность п-ова Жилого высокоарктическими тундрами, по терминологии Б. А. Юрцева (Юрцев и др., 1978; Юрцев, 1983).

В заключение благодарю за помощь в определении коллекций растений Б. А. Юрцева, В. В. Петровского, О. М. Афонину, М. П. Андреева, Л. Каннукене, а также сотрудника Ленинградского гидрографического предприятия А. А. Алексеева за проведение снегосъемки.

ЛИТЕРАТУРА

Абрамова А. Л., Савич-Любицкая Л. И., Смирнова З. Н. Определитель листостебельных мхов Арктики СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1961. 714 с. — *Александрова В. Д.* Геоботаническое районирование Арктики и Антарктики. Л.: Наука, 1977. 187 с. — *Александрова В. Д.* Растительность полярных пустынь СССР. Л.: Наука, 1983. 141 с. — *Андреев М. П.* О лишайниках с Северной Земли. — Нов. сист. низш. раст., 1983, т. 20, с. 139—141. — *Арктическая* Флора СССР. Л.: Наука, 1960—1985. Вып. I—IX. — *Благодатских Л. С.* Листостебельные мхи района Таймырского стационара (Западный Таймыр). — В кн.: Биогеоценозы Таймырской тундры и их продуктивность. Вып. 2. Л.: Наука, 1973, с. 107—119. — *Благодатских Л. С., Жукова А. Л., Матвеева Н. В.* Листостебельные и печеночные мхи мыса Челюскин. — В кн.: Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л.: Наука, 1979а, с. 54—60. — *Благодатских Л. С., Жукова А. Л., Матвеева Н. В.* К флоре листостебельных мхов и печеночных мхов окрестностей бухты Марии Прончищевой (северо-восточный Таймыр). — В кн.: Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л.: Наука, 1979б, с. 133—139. — *Брязгин Н. Н.* Гляциоклиматическая характеристика купола Вавилова в период абляции. — В кн.: Исследования ледникового покрова и перигляциала Северной Земли: Тр. АА НИИ, 1981, т. 367, с. 38—53. — *Матвеева Н. В.* Динамика оттаивания мерзлоты в тундрах Западного Таймыра. — В кн.: Биогеоценозы Таймырской тундры и их продуктивность. Л.: Наука, 1971, с. 45—56. — *Матвеева Н. В.* Краткий очерк растительности окрестностей Таймырского Биогеоценологического стационара. — В кн.: Биогеоценозы Таймырской тундры и их продуктивность. Вып. 2. Л.: Наука, 1973, с. 7—49. — *Матвеева Н. В.* Структура растительного покрова полярных пустынь полуострова Таймыр (мыс Челюскина). — В кн.: Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л.: Наука, 1979, с. 5—27. — *Мордвинов А. А.* Сток и водный баланс рек о. Октябрьской Революции (Северная Земля). — В кн.: Исследования ледникового покрова и перигляциала Северной Земли: Тр. АА НИИ, 1981, т. 367, с. 86—102. — *Романова Е. Н.* Микроклимат тундр в районе Таймырского стационара. — В кн.: Биогеоценозы Таймырской тундры и их продуктивность. Л.: Наука, 1971, с. 35—44. — *Савич Л. И.* Мхи архипелага Франца-Иосифа, Северной Земли и о. Визе, собранные В. П. Савичем во время полярной экспедиции 1930 г. на ледоколе «Г. Седов». — Тр. Бот. ин-та АН СССР, 1936, сер. 2, вып. 3, с. 505—578. — *Сафронова И. Н.* Флора о. Октябрьской Революции. — В кн.: Исследования ледникового покрова и перигляциала Северной Земли: Тр. АА НИИ, 1981, т. 367, с. 142—150. — *Семенов И. В.* Физико-географическое районирование Северной Земли. — Изв. ВГО, 1966, т. 98, вып. 4, с. 1—9. — *Семенов И. В.* О закономерностях дифференциации природных условий островов Советской Арктики. — В кн.: Проблемы полярной географии. Л.: Гидрометеоиздат, 1968, с. 74—85. — *Симонов И. М., Юнак Р. И.* Первые результаты изучения структуры перигляциальных геосистем о. Октябрьской Революции. — В кн.: Исследования ледникового покрова и перигляциала Северной Земли: Тр. АА НИИ, 1981, т. 367, с. 151—170. — *Юрцев Б. А.* Растительный покров полярной безлесной области: проблема изучения и охраны. — В кн.: Проблемы экологии полярных областей. Л.: Наука, 1983, с. 34—44. — *Юрцев Б. А., Толмачев А. И., Ребристая О. В.* Флористическое ограничение и разделение Арктики. — В кн.: Арктическая флористическая область. Л.: Наука, 1978, с. 9—104.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 18 II 1986.

УДК 581.526 (571.61) Бот. журн., т. 71, № 12

Н. Н. Стецура

ВЕРХНЕГОРНЫЕ ЛИСТВЕННИЧНИКИ В ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ ХРЕБТА ТУКУРИНГРА

N. N. STETSURA. UPPER MOUNTAIN LARCH FORESTS IN THE EASTERN PART OF THE TUKURINGRA MOUNTAIN RANGE

Лиственничники из *Larix gmelinii*, основной район распространения которых — Восточная Сибирь, занимают значительные площади в восточной части хр. Тукурингра. В 4 типах ландшафтов верхнего пояса гор они образуют 4 эколого-фитоценотических ряда: 1) подгольцовые редкостойные лиственничники (Laricetum pumilo-pinoso-cladinosum — L. pumilo-pinoso-hylocomioso-cladinosum); 2) лиственничники нагорных плато (Lariceta cladinosa — L. hylocomiosa — L. sphagnosa); 3) лиственничники южных щебнистых склонов верхней части лесного пояса (L. vacciniosa — L. ledosa — L. hylocomiosa); 4) лиственничники северных глыбистых склонов верхней части лесного пояса (L. rhododendrosa — L. vacciniosa — L. ledosa — L. hylocomiosa — L. sphagnosa). Последние два ряда — производные сообщества, сменившие аянские ельники после пожаров и сейчас восстанавливающиеся.

Хр. Тукурингра — район контакта лесных формаций Сибири и Дальнего Востока; значительные площади здесь занимают ельники из *Picea ajanensis* (Lindl. et Gord.) Fisch. ex Carr., эндемичные для Дальнего Востока, и лиственничники из *Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr., основной район распространения которых — Восточная Сибирь (Сочава, 1956; Голышева и др., 1981; Куваев, Стецура, 1983, 1985; Стецура, 1983а, б, 1984б). Это определяет интерес к вопросам изучения взаимоотношений между формациями, состава и динамики ассоциаций. Из-за сильной нарушенности коренных насаждений пожарами фактически занимаемые этими лесами площади не соответствуют роли, которую они должны играть, исходя из биоклиматических условий района и особенностей пород-ценозообразователей. Наиболее характерно это для верхнего пояса гор (700—1350 м),[1] где на значительных площадях ельники сменены лиственничниками. Между тем к настоящему времени именно верхнегорные лиственничники оказались наименее изученными. Ранее кратко описывался ряд ассоциаций лиственничников верхнего пояса гор без указания их места и роли в сложении лесов района (Голышева и др., 1981). Краткая характеристика динамического состояния этих лиственничников приводилась нами ранее (Стецура, 1983а, б, 1984б).

Подгольцовые редкостойные лиственничники. Водораздельная поверхность верхнего пояса гор, где получила развитие подгольцовая растительность, имеет волнистый рельеф и представлена уплощенными ландшафтами с отдельными пологосклонными возвышенностями, достигающими высоты 1400—1500 м. Ее ширина колеблется от 0.2 до 2.5, общая протяженность — не менее 35 км. Здесь распространены скелетные почвы, подбуры, на менее дренированных участках развиваются процессы оподзоливания, что обусловливает формирование иллювиально-гумусовых подзолов, затем торфянистых иллювиально-гумусовых и мерзлотно-торфянистых почв (Шапиро, 1981). Условия для развития древесной растительности неблагоприятны.

В подгольцовом ландшафте мы отметили кедровниковые лиственничные редколесья (Lariceta pumilo-pinosa), о наличии которых упоминалось ранее (Голышева и др., 1981; Стецура, 1984а, б). Они представлены кедровниково-лишайниковыми (Laricetum pumilo-pinoso-cladinosum) и кедровниково-мохово-лишайниковыми (L. pumilo-pinoso-hylocomioso-cladinosum) лиственничниками. Встречаются главным образом на ветробойных отрогах хребта в пределах высот 1000—1350 м. К пирогенным модификациям этих насаждений мы относим ольховниковые лиственничники (Lariceta duschexiosa).

Древостой этих лиственничников 7Лд3Еа—10Лд, средняя высота 6—8 м, средний диаметр 6—10 см, сомкнутость крон 0.1, СППС 3—10 м², число подроста

[1] Высоты приводятся над уровнем моря.

до 2.6 тыс. шт. на 1 га; преобладает лиственница, обычен подрост *Picea ajanensis*, *Sorbus sibirica* и *Betula lanata*.[2] Начальное звено эколого-фитоценотического ряда — кедровниково-лишайниковые лиственничники, конкретное описание которых приведено в табл. 1. Развитие подгольцовых лиственничников, определяемое в первую очередь экогенезом, связано с накоплением в почвенном профиле грубого органического вещества, разложению которого препятствуют низкие температуры почвы, многолетняя мерзлота, слабое испарение с поверхности. При этом ухудшается гидротермический режим почвы, что благоприятствует разрастанию мхов (Караваева, 1982; Стецура, 1984б). Формируются кедровниково-мохово-лишайниковые лиственничники (табл. 1), естественно сменяемые кедровостланичниками (Стецура, 1984б), что в целом согласуется с имеющимися литературными данными (Тихомиров, 1946; Куренцова, 1973; Манько, Ворошилов, 1977).

Лиственничники нагорных плато. Нагорные плато — характерный ландшафт хр. Тукурингра. Плоские обширные поверхности обычны на вершинах изолированных массивов с высотами до 1150 м, разделенных друг от друга седловинами. На более дренированных участках здесь получили распространение подбуры; по мере ухудшения гидротермических условий они сменяются иллювиально-гумусовыми подзолами, затем — мерзлотно-торфянистыми почвами (Готванский, 1968; Шапиро, 1981).

Лиственничники — коренная формация плато. Их можно рассматривать как аналог равнинных северотаежных лесов, характерными особенностями которых являются возросшая роль лишайников, редкостойность, а при пожарах — переход в заболоченные сообщества (Куваев, 1964). Начальное звено эколого-фитоценотического ряда — лишайниковые редколесья лиственницы (Lariceta cladinosa). Древостой 10Лд+Бп, Со, средняя высота 14—15 м, средний диаметр 12—15 см, сомкнутость крон 0.1—0.3, СППС 8.1—16.4 м². Состав подроста 10Лд+Бп, Бк, число на 1 га — 2.7 тыс. шт. В кустарниковом ярусе различных ассоциаций этой группы (видовой состав одной из них приведен в табл. 1) обычны *Pinus pumila* (sp. — cop.$_3$), в нижнем подъярусе этого яруса Betula middendorffii (cop.$_1$—cop.$_2$), *Rhododendron dauricum*, *Rubus komarovii*, *Salix* sp. sp., *Sorbaria* sp. sp. (sol.—sp.) и др. В травяно-кустарничковом ярусе — *Vaccinium vitis-idaea* (cop.$_3$), *Ledum palustre* (sp.—cop.$_3$), единично встречаются *Atragene ochotensis*, *Calamagrostis langsdorffii*, *Carex* sp. sp., *Chamerion angustifolium*, *Ledum hypoleucum*, *Maianthemum bifolium*, *Pedicularis labradorica*, *Phyllodoce coerulea*, *Polypodium virginianum* и др. Лишайники представлены *Cetraria laevigata*, *Cladonia gracilis*, *Cladina arbuscula*, *C. rangiferina*, *C. stellaris*, *Parmelia sulcata*, *P. taractica* (sp.—cop.$_2$), из мохообразных отмечены *Aulacomnium palustre*, *Dicranum* sp. sp., *Drepanocladus uncinatus*, *Hedwigia ciliata*, *Polytrichum alpestre* и др.

При ухудшении гидротермического режима почвы (чему способствует оттаивание мерзлых грунтов после пожаров), а также в процессе экогенеза разрастаются мхи (Сочава, 1980; Стецура, 1983б, 1984б), формируются зеленомошные лиственничники (Lariceta hylocomiosa). Древостой этих лиственничников 7Лд2Со1Бп+Еа, Ос, средняя высота 8—13 м (Лд, Со), средний диаметр 10—12 см, сомкнутость крон 0.3—0.5, СППС 22—24.8 м². Состав подроста 8Лд1Еа1Бп+Бк, Рс, число на 1 га — 1.4—3.1 тыс. шт. Видовой состав нижних ярусов одной из ассоциаций этой группы приведен в табл. 1. При обеднении видового состава подчиненных ярусов и разрастании сфагнов формируются

---

[2] В основу настоящей работы положены материалы полевых исследований 1977—1984 гг. При характеристике видового состава сообществ применяются сокращения: Еа — ель аянская *Picea ajanensis*; Лд — лиственница даурская, или Гмелина *Larix gmelinii*; Со — сосна обыкновенная *Pinus sylvestris*; Ра — рябина амурская *Sorbus amurensis*; Рс — рябина сибирская *S. sibirica*; Бп — береза плосколистная *Betula platyphylla*, Бк — береза каменная *B. lanata*; Ос — осина *Populus davidiana*; СППС — сумма площадей поперечного сечения. Латинские названия растений приводятся по А. В. Домбровской и Р. Н. Шлякову (1967), Л. В. Бардунову (1969), С. К. Черепанову (1981). Мхи определил Бардунов, за что автор приносит ему искреннюю благодарность. Краткая характеристика природных условий района приводилась ранее (Куваев, Стецура, 1983).

ТАБЛИЦА 1

Характеристика нижних ярусов растительности в коренных верхнегорных лиственничниках восточной части хр. Тукурингра

Вид	Ландшафт					
	подгольцовый			нагорные плато		
	ассоциации					
	1	2	3	4	5	6
Кустарниковый ярус	0.6	0.5	0.6	0.3	0.3	0.4
Betula middendorffii	cop.$_3$	cop.$_3$	cop.$_3$	cop.$_2$	cop.$_2$	cop.$_1$
Duschekia fruticosa	—	—	cop.$_3$	—	—	cop.$_3$
Lonicera edulis	sol.	—	—	—	—	—
Juniperus sibirica	cop.$_1$	—	cop.$_2$	—	—	—
Pinus pumila	cop.$_3$	cop.$_3$	sp.	sp.	cop.$_2$	—
Rhododendron dauricum	—	—	cop.$_1$	sp.	sol.	—
R. parvifolium	sp.	sp.	—	—	—	—
Rubus komarovii	—	—	—	sol.	—	—
R. sachalinensis	sp.	—	sp.	—	—	—
Salix bebbiana	—	—	—	sol.	—	—
S. caprea	—	—	—	sol.	sol.	—
S. divaricata	—	sp.	sp.	—	—	—
S. fuscescens	—	—	sol.	—	—	—
Sambucus sibirica	sol.	—	—	—	—	—
Sorbaria pallasii	cop.$_1$	sp.	sp.	sol.	—	—
S. sorbifolia	—	—	—	sol.	—	—
Травяно-кустарничковый ярус						
Верхний подъярус	25	5	5	25	30	50
Adenophora sublata	—	—	sol.	—	—	—
Atragene ochotensis	sol.	sol.	sp.	—	—	—
Calamagrostis langsdorffii	cop.$_3$	—	cop.$_1$	sp.	sp.	—
Chamaedaphne calyculata	—	—	—	—	—	sp.
Chamerion angustifolium	sp.	sp.	sp.	sp.	—	—
Ledum hypoleucum	sol.	sol.	—	sol.	sp.	—
L. palustre	sp.	sp.	—	cop.$_3$	cop.$_3$	cop.$_3$
Sanguisorba officinalis	—	—	sol.	—	—	—
Tilingia ajanensis	—	sp.	sol.	—	—	—
Vaccinium uliginosum	—	cop.$_1$	—	—	—	sp.
Нижний подъярус	30	5	30	35	60	1
Agrostis trinii	sp.	sp.	—	—	—	—
Arctous alpina	sp.	sp.	sp.	—	—	—
Artemisia tanacetifolia	—	—	sol.	—	—	—
Carex eleusinoides	—	—	—	sp.	sol.	—
C. globularis	cop.$_1$	sp.	—	—	—	sp.
Cassiope ericoides	—	—	sp.	—	—	—
Equisetum sylvaticum	sol.	—	—	—	—	—
Hedysarum branthii	sol.	sol.	—	—	—	—
Huperzia selago	sol.	—	—	—	—	—
Linnaea borealis	—	sp.	sp.	—	—	—
Pedicularis labradorica	sp.	—	sol.	sol.	—	—
Polypodium virginianum	—	—	—	sol.	—	—
Scorzonera radiata	sp.	sp.	sp.	—	—	—
Silene stenophylla	—	—	sol.	—	—	—
Trientalis europaea	—	sol.	sol.	—	—	—
Vaccinium vitis-idaea	cop.$_3$	cop.$_1$	cop.$_3$	cop.$_3$	cop.$_3$	—
Viola repens	—	—	—	sol.	—	—
Мхи	15	35	10	1	60	70
Abietinella abietina	cop.$_1$	cop.$_2$	cop.$_1$	—	cop.$_1$	cop.$_1$
Aulacomnium palustre	—	—	—	sp.	sp.	cop.$_1$
Dicranum fragilifolium	—	—	—	sp.	—	sp.
Drepanocladus uncinatus	—	—	—	sp.	sp.	—
Hedwigia ciliata	cop.$_1$	cop.$_2$	—	sp.	—	—
Hylocomium splendens	—	—	—	—	cop.$_2$	sp.
Pleurozium schreberi	sol.	sp.	sp.	—	cop.$_2$	—
Polytrichum alpestre	sp.	sp.	cop.$_1$	sp.	—	—
P. commune	—	—	—	—	cop.$_1$	—
P. juniperinum	sol.	sol.	—	—	—	cop.$_1$

Вид	Ландшафт					
	подгольцовый			нагорные плато		
	ассоциации					
	1	2	3	4	5	6
Ptilium crista-castrensis	sp.	—	sp.	—	—	sol.
Rhytidium rugosum	$cop._2$	$cop._2$	$cop._1$	—	—	—
Sphagnum girgensohnii	—	—	—	—	sp.	soc.
Лишайники	30	25	3	35	10	5
Alectoria ochroleuca	sp.	sp.	—	—	—	—
Cetraria chrysantha	$cop._1$	$cop._1$	—	—	—	—
C. laevigata	—	—	—	$cop._1$	—	—
C. pinastri	$cop._1$	$cop._1$	sp.	—	$cop._1$	sp.
Cladonia gracilis	$cop._1$	$cop._1$	sp.	$cop._1$	$cop._1$	—
C. pleurota	$cop._1$	$cop._1$	—	—	sp.	—
Cladina arbuscula	—	—	—	$cop._2$	$cop._1$	sp.
C. rangiferina	sp.	sp.	—	$cop._2$	$cop._1$	sp.
C. stellaris	sp.	—	—	$cop._1$	sp.	sp.
Parmelia taractica	—	—	—	sp.	—	—
Stereocaulon alpinum	sp.	sp.	sp.	—	—	—
Thamnolia vermicularis	sp.	sp.	—	—	—	—
Umblicaria muehlenbergii	—	sp.	—	—	—	—

Примечание. Лиственничники: 1 — подгольцовые кедровниково-лишайниковые (пробная площадь № 775), 2 — кедровниково-мохово-лишайниковые (774), 3 — ольховниковые (520); 4 — лишайниковые (732), 5 — зеленомошные (664), 6 — сфагновые (504). Лиственничники нагорных плато. Для кустарникового яруса указывается общая сомкнутость крон; для других ярусов — общее проективное покрытие, в процентах.

сфагновые лиственничные редколесья (L. sphagnosa). Древостой 10Лд, средняя высота 12—13 м, средний диаметр 10—14 см, сомкнутость крон 0.1—0.2, СППС 9—14 м². Состав подроста 9ЛдIБп, число на 1 га — 10.5—21.4 тыс. шт. Господство в кустарниковом ярусе захватывают *Betula middendorffii*, *Duschekia fruticosa*, в травяно-кустарничковом — *Ledum* sp. sp., в моховом покрове — сфагны (см. табл. 1).

Лиственничники южных щебнистых склонов верхней части лесного пояса распространены в пределах высот 700—1350 м. Здесь сформировались подбуры, степень оподзоленности которых возрастает по мере усиления их влажности; в дальнейшем они сменяются торфянистыми иллювиально-гумусовыми почвами (Шапиро, 1981). Условия ландшафта благоприятны для развития ельников, являющихся здесь коренными насаждениями (Сочава, 1980; Куваев, Стецура, 1983; Стецура, 1984б). Эколого-фитоценотический ряд представлен брусничными (Lariceta vacciniosa), багульниковыми (L. ledosa) и зеленомошными (L. hylocomiosa) лиственничниками.

Наиболее распространены в ландшафте брусничные лиственничники; в целом по району исследования, включая и другие ландшафты, они занимают около трети лесопокрытой площади. Приурочены к склонам 20—40° крутизны. Древостой 8Лд1Бп1Ос, средняя высота 10 (Бп, Ос) 18 м, средний диаметр 9—19 см, сомкнутость крон 0.4—0.6, СППС 24—35 м². Состав подроста 6Еа3Лд1Бп, число на 1 га — 4.3 тыс. шт. Видовой состав нижних ярусов разнообразен (табл. 2). Багульниковые лиственничники встречаются небольшими участками в верхних частях склонов любой крутизны. Древостой 5Лд3Ос2Бп, средняя высота 10 (Бп, Ос) — 15 (Лд) 18 м, средний диаметр 8 (Бп) — 12 (Ос) 15—23 см, сомкнутость крон 0.5, СППС 23.2 м². Состав подроста 4Еа3Лд2Бп1Рс, число на 1 га — 1.4 тыс. шт. Состав нижних ярусов в них значительно обедняется; господствуют *Pinus pumila*, *Duschekia fruticosa*, *Ledum* sp. sp., *Vaccinium vitis-idaea*, обычен *Lycopodium complanatum*. Мхи играют более заметную роль, но состав их менее разнообразен — в основном это более требовательные к влаге виды. Зеленомошные лиственничники занимают в целом около 20 % территории

ТАБЛИЦА 2

Характеристика нижних ярусов растительности в производных верхнегорных лиственничниках склонов восточной части хр. Тукурингра

Вид	Ландшафт							
	южные склоны				северные склоны			
	ассоциации							
	1	2	3	4	5	6	7	8
Кустарниковый ярус	0.1	0.3	0.1	0.2	0.4	0.1	0.1	0.1
Betula middendorffii	—	sp.	—	—	—	—	sp.	—
Duschekia fruticosa	sp.	cop.$_2$	—	sp.	cop.$_2$	—	sol.	sp.
Juniperus sibirica	sol.	—	—	—	—	—	—	—
Lonicera edulis	sol.	sol.	—	—	—	sol.	—	—
Pinus pumila	sp.	cop.$_1$	sol.	sol.	—	—	cop.$_1$	sol.
Rhododendron dauricum	sp.	—	—	cop.$_2$	sp.	—	sol.	—
Ribes pauciflorum	—	—	sol.	sp.	sp.	—	—	—
R. triste	sol.	—	—	—	—	—	—	—
Rosa acicularis	—	sp.	—	cop.$_1$	sp.	sol.	—	sp.
Rubus sachalinensis	sp.	—	—	—	sol.	sol.	—	—
Salix abscondita	—	—	—	—	—	—	sol.	—
S. bebbiana	—	sol.	—	—	—	—	sol.	—
S. caprea	—	—	—	—	sol.	—	sol.	—
S. taraikensis	sol.	—	—	—	sol.	—	sol.	—
Sambucus sibirica	sol.	—	—	sol.	—	—	—	sol.
Sorbaria sorbifolia	—	—	—	—	sp.	—	—	—
Spiraea media	—	—	—	—	sol.	—	—	—
Травяно-кустарничковый ярус								
Верхний подъярус	20	35	10	20	10	40	30	1
Adenophora sublata	sol.	—	—	sp.	—	—	—	—
Angelica maximowiczii	sol.	—	—	—	sol.	—	—	—
Artemisia lagocephala	sp.	—	—	—	—	—	—	—
Atragene ochotensis	sol.	sol.	—	—	sol.	sol.	—	—
Calamagrostis langsdorffii	cop.$_3$	cop.$_1$	cop.$_2$	cop.$_3$	cop.$_1$	sp.	sol.	sol.
Carex sordida	—	—	sol.	—	—	—	—	sol.
Chamerion angustifolium	sp.	—	sol.	sp.	—	sp.	sp.	—
Equisetum sylvaticum	—	—	—	—	sol.	—	—	—
Galium boreale	—	—	sol.	—	—	sol.	—	—
Ledum hypoleucum	sol.	sp.	—	—	—	cop.$_2$	cop.$_3$	—
L. palustre	sp.	cop.$_3$	—	—	cop.$_1$	cop.$_3$	cop.$_3$	—
Saussurea recurvata	—	sol.	—	—	sol.	sol.	—	—
Нижний подъярус	50	30	50	45	40	10	20	40
Carex eleusinoides	sp.	—	—	—	—	—	—	—
C. globularis	—	sp.	cop.$_1$	sp.	—	cop.$_1$	sp.	cop.$_3$
Empetrum nigrum s. l.	—	—	sol.	—	—	—	—	—
Gymnocarpium robertianum	sol.	sol.	—	—	sol.	—	—	—
Linnaea borealis	—	sol.	cop.$_1$	—	—	sp.	—	—
Lycopodium complanatum	—	cop.$_1$	—	—	—	—	—	—
Maianthemum bifolium	cop.$_1$	—	sp.	cop.$_1$	cop.$_2$			sp.
Pedicularis labradorica	—	sp.	—	—	—	sol.	—	—
Pyrola incarnata	sol.	—	sol.	sp.	—	—	—	—
Trientalis europaea	—	—	—	sp.	sol.	sol.	—	—
Vaccinium vitis-idaea	cop.$_3$	cop.$_3$	cop.$_3$	cop.$_3$	cop.$_3$	cop.$_1$	cop.$_2$	cop.$_2$
Viola repens	sol.	—	—	—	—	—	—	—
Мхи	10	15	50	5	5	10	85	90
Abietinella abietina	cop.$_1$	—	—	—	—	—	—	—
Aulacomnium palustre	—	sp.	—	—	—	sp.	sp.	cop.$_1$
A. turgidum	—	—	—	—	sp.	sp.	cop.$_1$	cop.$_1$
Brothera leana	—	—	—	—	cop.$_1$	—	—	—
Cynodontium polycarpum	—	—	—	sp.	—	—	—	sol.
Dicranum acutifolium	sp.	—	sp.	—	—	—	cop.$_1$	sp.
D. affine	—	—	cop.$_1$	—	—	—	—	—
D. congestum	cop.$_1$	—	—	sp.	sp.	—	sp.	sp.
D. elongatum	—	—	—	sp.	—	sp.	—	—
D. fragilifolium	—	—	—	—	sp.	—	—	—
D. scoparium	—	—	—	—	sol.	—	—	—
Drepanocladus uncinatus	cop.$_1$	—	—	—	sp.	cop.$_1$	cop.$_1$	sp.
Euchynchium pulchellum	—	—	—	—	sp.	—	—	—
Hedwigia ciliata	sp.	—	—	cop.$_1$	—	—	—	—
Helodium blandowii	—	—	—	—	sol.	—	—	—

Вид	Ландшафт							
	южные склоны				северные склоны			
	ассоциации							
	1	2	3	4	5	6	7	8
Hypnum callichroum	—	—	—	cop.$_1$	—	—	—	—
Hylocomium splendens	—	cop.$_1$	cop.$_2$	—	—	cop.$_1$	sp.	sp.
Mnium cuspidatum	—	—	sp.	—	—	—	—	—
Orthodicranum montanum	—	—	—	—	—	—	sp.	sol.
Paraleucobryum enerve	—	—	—	—	sp.	—	—	—
Pleurozium schreberi	—	cop.$_1$	cop.$_3$	—	sol.	—	cop.$_2$	sp.
Pohlia nutans	—	—	—	—	sp.	—	—	—
Polytrichum alpestre	—	sp.	sp.	—	—	cop.$_1$	cop.$_1$	sp.
P. commune	—	—	—	—	—	—	cop.$_1$	cop.$_1$
P. juniperinum	—	—	—	—	sol.	—	—	—
Ptilium crista-castrensis	sp.	sp.	—	sol.	—	sp.	cop.$_1$	sp.
Ptilidium ciliare	—	—	—	—	sol.	—	cop.$_1$	sp.
Pylaisia polyantha	sp.	—	sp.	—	—	—	—	—
Sphagnum girgensohnii	—	—	sol.	—	—	sp.	cop.	sol.
S. squarrosum	—	—	—	—	—	—	—	sol.
S. warnstorfii	—	—	—	—	sp.	—	—	—
Tetraphis pellucida	—	—	—	—	sp.	—	—	—
Thuidium philiberti	—	—	—	—	sol.	—	—	sol.

Примечание. Лиственничники южных склонов: 1 — брусничные (пробная площадь № 779), 2 — багульниковые (877), 3 — зеленомошные (911), 4 — рододендроновые (730), 5 — брусничные (599), 6 — багульниковые (914), 7 — зеленомошные (762), 8 — сфагновые (647) лиственничники северных склонов.

(Стецура, 1984б; Куваев, Стецура, 1985), но в данном ландшафте это наименее распространенная группа. Древостой 8Лд2Бп, средняя высота 16—20 м, средний диаметр 15—22 см, сомкнутость крон 0.4—0.6, СППС 21.2—33.7 м^2. Состав подроста 10Еа+Лд, Бп, число на 1 га — 6.3 тыс. шт. По составу нижних ярусов эти лиственничники наиболее близки к коренным ельникам (табл. 2).

Лиственничники северных глыбистых склонов верхней части лесного пояса. Северные склоны покрыты глыбовыми осыпями осадочных пород. В зависимости от подстилающих пород они различной крутизны (35—40°, иногда почти отвесны), скованы многолетней мерзлотой, которая летом оттаивает на небольшую глубину, покрыты подбурами под лесами с неразвитым моховым покровом и иллювиально-гумусовыми подзолами под зеленомошными насаждениями; конечная стадия тех и других почв — мерзлотно-торфянистые почвы (Шапиро, 1981).

Коренными насаждениями в ландшафте являются аянские ельники (Куваев, Стецура, 1983; Стецура 1984б); они и сейчас занимают значительные площади, но преобладающая формация — производные от них лиственничники. Ранее в ландшафте приводили лишь зеленомошные лиственничники (Голышева и др., 1981); позже был выделен экологофитоценотический ряд, включающий рододендроновые (Lariceta rhododendrosa), брусничные (L. vacciniosa), багульниковые (L. ledosa), зеленомошные (L. hylocomiosa) и сфагновые (L. sphagnosa) лиственничники (Стецура, 1983а, 1984а).

К выпуклым каменистым участкам склонов приурочены весьма редкие в ландшафте рододендроновые лиственничники. Древостой 7Лд3Бп+Еа, средняя высота 15—17 м, средний диаметр 15—18 см, сомкнутость крон 0.3—0.6, СППС 13—32 м^2. Состав подроста 5Лд3Рс1Еа1Бп, число на 1 га — 2.0—24.5 тыс. шт. Кустарниковый ярус образуют *Rhododendron dauricum* (cop.$_2$—cop.$_3$), *Ribes pauciflorum*, *Rosa acicularis*, *Sambucus sibirica* (sp.—cop.$_1$) и др. Травяно-кустарничковый ярус и моховая синузия образованы в основном типичными компонентами еловых лесов (см. табл. 2). По мере смыкания мохового покрова рододендрон выпадает, формируются зеленомошные лиственничники, затем ельники. Широкое распространение имеют брусничные лиственничники. Древостой 5Лд3Бп2Ос, средняя высота 16—18 м, средний диаметр 16—19 см, сомкнутость крон 0.5—0.7, СППС 28—36 м^2. Состав подроста 8Еа1Лд1Бп+Рс, число на

1 га — 1.3—3.0 тыс. шт. В кустарничковом ярусе доминирует *Duschekia fruticosa* (cop.$_1$—cop.$_2$). В травяно-кустарничковом ярусе, как и в предыдущих ассоциациях, в верхнем подъярусе смесь видов различного происхождения, в нижнем — в основном темнохвойно-таежные виды: *Vaccinium vitis-idaea* (cop.$_3$), *Maianthemum bifolium* (sp.—cop.$_1$), *Gymnocarpium robertianum*, *Linnaea borealis*, *Pyrola incarnata* (sol.—sp.) и др. По мере ухудшения гидротермического режима почв эти насаждения сменяются багульниковыми лиственничниками. Древостой 7Лд2Ос1Бп, средняя высота 17—18 м, средний диаметр 18—20 см, сомкнутость крон 0.5—0.6, СППС 23—25 м². Состав подроста 4Лд4Бп2Еа, число на 1 га — 3.4—6.6 тыс. шт. Состав нижних ярусов одной из ассоциаций группы представлен в табл. 2. Наиболее распространены зеленомошные лиственничники, приуроченные к сильноэродированным почвам. Древостой 8Лд2Бп+ +Еа, средняя высота 17—18 м, средний диаметр 18—20 см, сомкнутость крон 0.6—0.7, СППС 24—35 м². Состав подроста 10Еа+Лд, Бп, Рс, число на 1 га — 2.0—6.2 тыс. шт. По составу нижних ярусов эти насаждения близки к нижнегорным зеленомошным лиственничникам, подробная характеристика которых дана ранее (Куваев, Стецура, 1985). Редкие в ландшафте сфагновые лиственничники растут на склонах крутизной 20—40°, где избыточная влажность создается за счет медленного таяния многолетней мерзлоты. Древостой 9Лд1Бп+Еа, средняя высота 8 (Еа)—16 м, средний диаметр 10—16 см, сомкнутость крон древостоя 0.1—0.5, СППС 7.6—20.8 м². Состав подроста 9Еа1Лд, число на 1 га — 2.9—3.4 тыс. шт. По видовому составу подчиненных ярусов (см. табл. 2) они довольно близки к описанным ранее (Куваев, Стецура, 1985) нижнегорным ассоциациям.

В заключение можно отметить следующее. Верхнегорные лиственничники восточной части хр. Тукурингра представлены коренными и производными сообществами; основные площади занимают производные насаждения. Видовой состав и состояние возобновления свидетельствуют о том, что в них идут интенсивные процессы, направленные на восстановление коренных лесов. Вместе с описанными ранее (Куваев, Стецура, 1985) моховыми лиственничниками нижнего пояса гор характеризуемые ассоциации занимают около половины лесопокрытой площади изученного района, имеют большое почвозащитное и водоохранное значение, что определяет необходимость более углубленного их изучения.

ЛИТЕРАТУРА

Бардунов Л. В. Определитель листостебельных мхов Центральной Сибири. Л.: Наука, 1969. 330 с. — *Голышева Л. Ф., Петелин Д. А., Васильев Н. Г.* Растительность. — В кн.: Флора и растительность хр. Тукурингра. М.: Изд-во МГУ, 1981, с. 167—228. — *Готванский В. И.* Рельеф восточной части хр. Тукурингра. — В кн.: Геоморфологические, ландшафтные и биогеохимические исследования в Приамурье. М.: Наука, 1968, с. 11—23. — *Домбровская А. В., Шляков Р. Н.* Лишайники и мхи севера европейской части СССР. Л.: Наука, 1967. 181 с. — *Караваева Н. А.* Заболачивание и эволюция почв. М.: Наука, 1982. 295 с. — *Куваев В. Б.* Ботанико-географический профиль через левобережье Амура и Южную Якутию. — Бот. журн., 1964, т. 49, № 4, с. 511—522. — *Куваев В. Б., Стецура Н. Н.* Моховые аянские ельники в восточной части хр. Тукурингра. — Бот. журн., 1983, т. 68, № 9, с. 1197—1206. — *Куваев В. Б., Стецура Н. Н.* Горные моховые лиственничники в Зейском заповеднике. — Бот. журн., 1985, т. 70, № 2, с. 221—231. — *Куренцова Г. Э.* Естественные и антропогенные смены растительности Приморья и Южного Приамурья. Новосибирск: Наука, Сиб. отд-ние, 1973. 229 с. — *Манько Ю. И., Ворошилов В. Н.* Еловые леса Камчатки и некоторые черты их динамики. — В кн.: Почвенно-лесоводственные исследования на Дальнем Востоке. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1977, с. 95—109. — *Сочава В. Б.* Лиственничные леса. — В кн.: Растительный покров СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956, с. 249—318. — *Сочава В. Б.* Географические аспекты сибирской тайги. Новосибирск: Наука, Сиб. отд-ние, 1980. 255 с. — *Стецура Н. Н.* Возобновление древесных пород в лиственничниках Зейского заповедника. — В кн.: Инвентаризация, методы исследования и охрана редких растительных сообществ. Деп. в ВИНИТИ, № 1059-83 Деп., 12 IV 83, 1983а, с. 244—245. — *Стецура Н. Н.* Моховые синузии в хвойных лесах хр. Тукурингра. Деп. в ВИНИТИ, № 4769-83 Деп., 29 VIII 83, 1983б. 16 с. — *Стецура Н. Н.* Подгольцовые и горнотундровые сообщества хр. Тукурингра. — В кн.: Растительный покров субарктических высокогорий и проблемы арктоальпийских флористических связей. Апатиты: 1984а, с. 32. — *Стецура Н. Н.* Состав и динамика растительности Зейского заповедника в связи с вопросами ее охраны: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Красноярск, 1984б. 24 с. — *Тихомиров Б. А.* К происхождению ассоциаций кедрового стланика. — В кн.: Материалы по истории флоры и растительности СССР. М.; Л: Изд-во АН СССР, 1946, с. 319—

320. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с. — *Шапиро М. Б.* Почвенный покров. — В кн.: Флора и растительность хр. Тукурингра. М.: Изд-во МГУ, 1981, с. 19—23.

Зейский государственный заповедник. Получено 11 XII 1984.

УДК 581.524.1 Бот. журн., т. 71, № 12

А. А. Маслов

О ВЗАИМОДЕЙСТВИИ ФИТОГЕННЫХ ПОЛЕЙ ДЕРЕВЬЕВ В СОСНЯКЕ ЧЕРНИЧНО-БРУСНИЧНОМ

A. A. MASLOV. ON THE INTERACTION OF PHYTOGENIC FIELDS OF TREES IN BILBERRY-COWBERRY PINE FOREST

На примере 60-летнего сосняка чернично-брусничного рассматриваются явления, возникающие при взаимодействии фитогенных полей деревьев как в надземной, так и в подземной сферах. На трансектах разной длины, заложенных от ствола до ствола, проанализированы мощность мохового покрова, покрытие отдельных видов мхов, надземная и подземная фитомасса кустарничков. Показано, что распределение всех показателей тесно связано с расстоянием до ближайшего дерева. Ведущую роль в размещении по площади видов мохового покрова, черники и брусники играют перераспределение осадков кронами деревьев, мощность подстилки и корневая конкуренция со стороны сосны.

Представления о многоуровневой организации горизонтальной структуры растительного покрова в последнее время получают все большее признание. С позиций этих представлений, в растительности объективно существует неоднородность различного масштаба и разной степени выраженности. Минимальный размер мозаик соответствует зонам влияния особей отдельных видов, максимальный — всему растительному покрову планеты (Greig-Smith, 1979; Мазинг, 1983). Значительный интерес в связи с этим представляет изучение наиболее мелких из существующих в природе мозаик, образование которых вызвано изменением характеристик среды вокруг отдельных особей.

По предложению А. А. Уранова (1965), часть пространства, в пределах которой одно растение изменяет условия среды и оказывает тем самым влияние на другие растения, называется фитогенным полем. Наиболее сильно на другие виды, находящиеся в пределах их фитогенных полей, влияют деревья, в связи с чем изучению этого вопроса посвящена большая литература. Однако внимание исследователей в первую очередь привлекали эффекты воздействия деревьев на виды нижних ярусов в разреженных насаждениях при несомкнутых фитогенных полях — в парковых ельниках Тянь-Шаня, в лесостепи, лесотундре, на лугах с одиночными деревьями (Самойлов, 1983). Меньшее внимание до сих пор уделялось лесам, в которых фитогенные поля деревьев сомкнуты и переходят одно в другое.

В настоящей работе мы на примере сосняка чернично-брусничного попытались выявить эффекты, возникающие при взаимодействии фитогенных полей деревьев как в надземной, так и в подземной сферах.

Материал и методика

Работу проводили в Валдайском р-не Новгородской обл. Пробная площадь размером 0.36 га заложена в верхней части песчаного оза (Ватковский и др., 1975). Характер поверхности — слабоволнистый, что связано с наличием микрозападин или ложков. Хорошо выражены приствольные повышения, средний радиус которых составляет 30, а высота — 15 см. Слабоподзолистая почва сосняка (Гришина, Коротков, 1976) имеет мощную (до 6 см) подстилку. Отчетливо выражены подгоризонты: листовой, ферментативный и гумусовый. Под подстилкой залегает подзолистый горизонт A_0A_2 мощностью от 1 до 8 см.

Ниже следуют горизонт A_2B и иллювиальные горизонты, обогащенные соединениями железа. По механическому составу эта почва до глубины 25 см относится к пескам связным. Реакция в подстилке и под подстилкой — кислая и сильнокислая (pH_{KCl} 3.6).

Древостой одновозрастный, 60 лет, бонитет II. Средний диаметр стволов составляет 20 см, средняя высота — 20.5 м. Полнота насаждения — 0.8, средний радиус крон — 1.2 м. Размещение деревьев по площади — относительно равномерное. В подросте одиночными особями и небольшими куртинами представлена ель *Picea abies*, отдельные экземпляры которой выходят во второй ярус. В подлеске — редко отмечены можжевельник *Juniperus communis* и крушина *Frangula alnus*. Общее число видов травяно-кустарничкового яруса — 44. Наибольшая доля участия у *Vaccinium vitis-idaea* и *V. myrtillus*, а также у *Melampyrum pratense* и *Pteridium aquilinum*. В хорошо развитом моховом покрове (покрытие — 90 %) доминируют *Pleurozium schreberi* и *Dicranum rugosum*.[1] Менее обилен *Hylocomium splendens*. По классификации Л. П. Рысина (1975), участок относится к ассоциации сосняков чернично-брусничных (Pinetum myrtilloso-vacciniosum).

Характеристика горизонтального сложения нижних ярусов сосняка приводится в ряде работ (Гришина, Коротков, 1976; Гришина и др., 1978). Наибольшую площадь занимает чернично-брусничная микрогруппировка. Число видов в ней невелико. Доминирует *V. vitis-idaea*, значительно меньше обилие *V. myrtillus*, единичны — *M. pratense* и *Convallaria majalis*. Из мхов представлены все 3 перечисленных выше вида.

Взаимодействие фитогенных полей деревьев изучали в пределах основной чернично-брусничной микрогруппировки на трансектах разной длины, заложенных от ствола до ствола. Общее число трансект длиной от 1 до 4 м составило 40. Каждая трансекта состояла из примыкающих друг к другу площадок размером 0.5×0.5 м. Для того чтобы к любой из площадок взятые 2 дерева были ближайшими, трансекты закладывали таким образом, что при длине трансекты l круг радиуса $l/2$ с центром в середине трансекты всегда включал только 2 взятых ствола. Эффективность такой методики показана в работе Т. В. Пааль с соавторами (1981). На площадках измеряли мощность мохового покрова, оценивали проективное покрытие мхов по видам; вдоль трансекты измеряли протяженность крон деревьев. Данные по абсолютно сухой надземной фитомассе кустарничков получены методом модельных побегов (Храмцова, 1974), при этом ошибка не превышает 10 %.

Предварительный учет фитомассы корней по горизонтам почвы (данные В. Г. Онипченко) показал, что максимальная насыщенность тонкими корнями сосны, а для кустарничков и максимальная масса корней и корневищ наблюдается в подстилке. Это хорошо согласуется с выводами А. Я. Орлова и С. П. Кошелькова (1971) по сосняку мохово-лишайниковому, а также с данными Н. A. Persson (1983), согласно которым в сосняке-брусничнике 75 % всех корней брусники приходится на подстилку. Исходя из этого, образцы для изучения фитомассы подземных органов кустарничков и тонких корней сосны мы брали только из подстилки. На каждой из площадок буром диаметром 7 см было взято по 3 монолита, объединявшихся затем в один образец. Полученные образцы промывали на ситах и фиксировали в 3 %-ном растворе формалина. В камеральных условиях образцы разбирали на фракции: корни сосны диаметром от 1 до 3 мм, корни сосны диаметром менее 1 мм, корни кустарничков, корневища кустарничков. Все фракции доводили до абсолютно сухого веса.

Результаты и обсуждение

Изменение мощности мохового покрова вдоль трансект разной длины приводится в табл. 1. Независимо от расстояния между стволами максимальная мощность мхов наблюдается на приствольных повышениях. На остальных площадках при значительном (более 3 м) удалении деревьев друг от друга мощность мохового покрова почти одинакова — она в 1.5 раза меньше, чем вблизи

[1] Названия мхов даются по В. М. Мельничуку (1970).

ТАБЛИЦА 1

Мощность мохового покрова при разном расстоянии между стволами, см

Расстояние между стволами, м	Расстояние от центра площадки до ближайшего ствола, м				Число трансект
	0.25	0.75	1.25	1.75	
1.0	4.5±0.6	—	—	—	3
1.5	3.9±0.3	2.5±0.3	—	—	8
2.0	4.7±0.5	3.4±0.5	—	—	6
2.5	5.2±0.3	3.4±0.3	3.3±0.3	—	13
3.0	5.1±0.4	3.8±0.4	2.9±0.3	—	5
3.5—4.0	4.2±0.2	3.0±0.4	3.2±0.4	3.0±0.5	5

стволов, и только на границе проекции кроны (1.25 м от ствола) наблюдается некоторое увеличение мощности мхов. Иная картина наблюдается при расстоянии между стволами от 1 до 3 м. В этом случае в середине трансект мощность мохового покрова достигает минимума, причем наиболее сильно такой минимум выражен при расстоянии между деревьями 2.5—3 м.

Анализируя результаты, мы обратили внимание на то, что, по данным Л. О. Карпачевского (1977), в приствольной зоне сосен отмечен максимальный запас подстилки; в ряде случаев увеличение ее запасов наблюдается и на границе проекции кроны. Это позволяет нам связать изменение мощности мохового покрова вдоль трансект разной длины с изменением вдоль них запасов подстилки. Полностью подтвердила это положение проверка соответствия мощности мхов мощности подстилки, проведенная нами на трансектах длиной 2.5 м (табл. 1, 2).

Изменение проективного покрытия отдельных видов мхов вдоль трансект разной длины показано на рис. 1. Доминирует на всех трансектах *Pleurozium schreberi*, достигающий наибольшего покрытия возле стволов. Участие *Dicranum rugosum* и *Hylocomium splendens*, наоборот, возрастает к середине каждой трансекты. Такой характер отношений сохраняется между тремя видами независимо от расстояния между стволами в том случае, если оно не превышает 3 м. Сложнее обстоит дело на трансектах длиной 3.5—4 м. Один максимум в середине между стволами имеет здесь только *H. splendens*, по два локальных максимума — *P. schreberi* и *D. rugosum*.

Полученные результаты, на наш взгляд, в основном объясняются закономерностями в распределении осадков под кронами двух деревьев. Известно, что перехват осадков древесным пологом в сосняках разной полноты в среднем составляет от 16 до 32 % (Петров, 1983). По данным А. В. Волокитиной (1979), работавшей в сосняке того же типа и той же полноты, что и мы, приствольные круги деревьев получают влаги на 10—30 % меньше, чем межкронные пространства. При этом больше влаги за счет стока получают участки под краем кроны. В результате более требовательные к влаге *D. rugosum* и *H. splendens* (Арискина, 1962; Аболинь, 1974) тяготеют к середине между стволами, куда при длине трансект менее 3 м стекают осадки с периферических частей крон. В середине более длинных трансект осадков также больше из-за того, что к этому месту приурочен разрыв в древесном пологе. Что касается *P. schreberi*, то, по данным А. А. Аболинь, его покрытие возрастает с увеличением количества осадков лишь до тех пор, пока последнее не превысит 60 % от такового на открытом месте. При дальнейшем увеличении количества осадков покрытие *P. schreberi* уменьшается. Это хорошо объясняет тот факт, что в середине между стволами покрытие *P. schreberi* всегда минимально. Вместе с тем изменение вдоль трансект покрытия этого вида обнаруживает четкую связь с изменением мощности подстилки. Это — один минимум в середине при длине трансект от 1 до 3 м и два локальных максимума (возле ствола и на границе проекции кроны) при длине трансект 3.5—4 м.

Распределение надземной фитомассы кустарничков (суммарно брусники и черники) вдоль трансект разной длины показано на рис. 2. Участие черники во всех случаях не превышает 15 %. При любой длине трансекты максимум над-

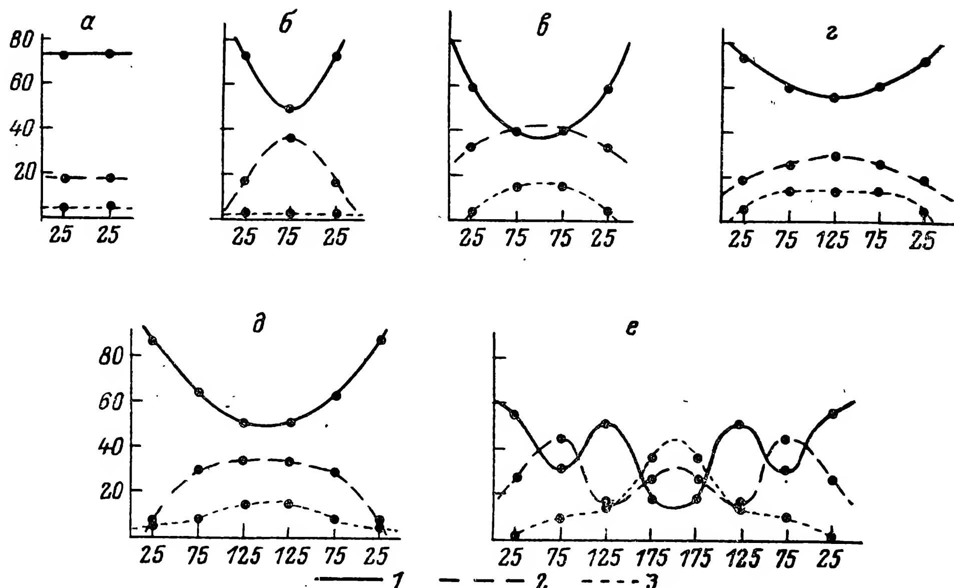


Рис. 1. Проективное покрытие отдельных видов мхов при разном расстоянии между стволами (*а—е*).

1 — *Pleurozium schreberi*, 2 — *Dicranum rugosum*, 3 — *Hylocomium splendens*. *По оси абсцисс* — расстояние до ближайшего ствола, см; *по оси ординат* — проективное покрытие, %. Здесь и на рис. 2: *а* — 1 м, *б* — 1.5, *в* — 2, *г* — 2.5, *д* — 3, *е* — 4.

земной фитомассы кустарничков приходится на приствольные повышения. С удалением от стволов величина надземной фитомассы падает, причем наиболее сильно минимум фитомассы в середине между стволами выражен на трансектах длиной 2.5 м. На более длинных трансектах (3—4 м), где в древесном пологе появляется разрыв, к середине трансект приурочен второй локальный максимум надземной фитомассы кустарничков.

Характер представленных на рис. 2 графиков дает нам основание полагать, что важнейшую роль в распределении вдоль трансект надземной фитомассы кустарничков играет либо мощность подстилки, либо корневая конкуренция со стороны сосны. Проверку этого положения мы решили осуществить на 6 трансектах длиной 2.5 м, где, как отмечено выше, распределение надземной фитомассы отличается наибольшей неравномерностью. Предварительно вдоль двух таких трансект для оценки неоднородности почвенных условий были заложены траншеи. Проведенные в них замеры мощности горизонтов показали, что мощность подстилки минимальна в середине между стволами. Мощность горизонта A_0A_2 независимо от расстояния до деревьев везде составляет 1—1.5 см, напротив, горизонт A_2B около комля мощнее (14 см), чем в других местах (8 см). Приствольные повышения, по данным, полученным на траншеях, наполовину состоят из подстилки и наполовину из минеральной массы горизонта A_2B.

ТАБЛИЦА 2

Запас подземной фитомассы в подстилке при расстоянии между стволами 2.5 м (г/м²)

Часть растения	Расстояние от центра площадки до ближайшего ствола, м		
	0.25	0.75	1.25
Корни сосны диаметром 1—3 мм	13.4±2.4	13.0±3.0	12.3±4.3
Корни сосны диаметром <1 мм	50.3±4.8	38.9±5.6	36.1±6.6
Корни кустарничков	13.8±1.6	7.4±1.3	6.6±2.3
Корневища кустарничков	116.0±14.4	79.9±13.1	77.9±15.9
Мощность подстилки, см	4.7±0.2	3.4±0.2	2.7±0.4

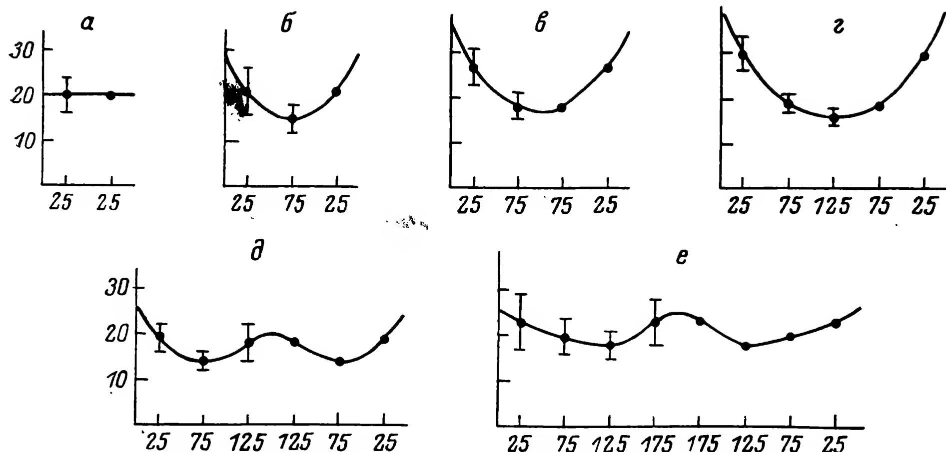


Рис. 2. Надземная фитомасса кустарничков при разном расстоянии между стволами (*а—е*).
По оси абсцисс — то же, что на рис. 1; *по оси ординат* — фитомасса, г/м^2.

Распределение в подстилке подземной фитомассы сосны и кустарничков при расстоянии между стволами 2.5 м приводится в табл. 2. Здесь же представлены данные по мощности подстилки. Во всех случаях запас подземной фитомассы кустарничков в 4 раза превышает запас их надземной фитомассы. Что касается распределения массы корней и корневищ вдоль трансект, то оно в целом совпадает с распределением надземной фитомассы. И в том, и в другом случаях наибольший запас приходится на приствольные повышения; однако минимум в середине между стволами у подземной фитомассы выражен значительно слабее.

Наибольший запас корней сосны, как оказалось, также приурочен к приствольным повышениям. Таким образом, распределение вдоль трансект фитомассы кустарничков и запаса корней сосны совпадает между собой, что в какой-то степени противоречит гипотезе о ведущей роли корневой конкуренции, хотя и не позволяет ее отвергнуть. Дело в том, что данные по запасам (в г/м^2) сами по себе не позволяют судить о силе корневой конкуренции. Для этого их необходимо перевести в данные по насыщенности подстилки корнями (в мг/см^3). Зная мощность подстилки, это сделать нетрудно.

Проведенные нами расчеты показали, что в середине между стволами выше насыщенность подстилки как корнями сосны, так и подземными органами кустарничков, однако лишь для тонких корней сосны максимум концентрации в середине трансекты является статистически достоверным по парному критерию Вилкоксона. Видимо, этот максимум возникает за счет того, что в середине между стволами корневые системы двух деревьев входят в контакт между собой. С другой стороны, высокая насыщенность маломощной подстилки корнями всех видов может быть связана с большей скоростью разложения здесь опада и, следовательно, с бо́льшим поступлением питательных веществ. Так или иначе в распределении по площади кустарничков важную роль играет корневая конкуренция со стороны сосны. Определенное значение, безусловно, имеет и мощность подстилки.

При рассмотрении полученных результатов в целом воспользуемся схемой В. В. Плотникова (1979), согласно которой в пределах фитогенного поля отдельного дерева выделяется несколько типов микросреды. Каждый тип микросреды характеризуется положением относительно области затенения, создаваемой деревом, а также положением относительно области распространения корней и проекции кроны. Возражения вызывает лишь подход автора к определению области затенения, поскольку в лесах умеренных широт (и в первую очередь в сосняках) луч света к нижним ярусам должен пройти сквозь кроны деревьев, находящихся на расстоянии полуторной-двойной высоты древостоя (Алексеев, 1975). В целом, однако, положение о разных типах микросреды в пределах фитогенного поля деревьев представляется нам весьма конструктивным. Фито-

генные поля соседних деревьев взаимодействуют друг с другом, при этом в зависимости от расстояния между стволами «накладываются» друг на друга и разные типы микросреды.

Исходя из особой роли приствольных повышений в изученном сообществе, мы изменили схему Плотникова и выделили в пределах фитогенного поля сосен 3 основных типа микросреды: приствольные повышения, подкроновое пространство вне пределов приствольных повышений и пространство за границами проекций крон. Все три типа микросреды находятся в пределах области распространения корней. Приведем краткую характеристику эффектов взаимодействия фитогенных полей двух деревьев при разном расстоянии между стволами.

На трансектах длиной 1 м все учетные площадки располагаются на приствольных повышениях и относятся к одному типу микросреды. Тесно сомкнутые на большом протяжении кроны деревьев образуют как бы единую крону, что обусловливает сравнительно равномерное распределение опада и осадков. На трансектах длиной от 1.5 до 2.5 м часть площадок располагается в подкроновом пространстве вне пределов приствольных повышений. При этом степень варьирования характеристик растительного покрова возрастает с увеличением длины трансект. Наиболее неравномерно распределен моховой покров (по мощности) и надземная фитомасса кустарничков при длине трансект 2.5 м, когда кроны двух деревьев еще касаются друг друга, но уже практически не деформированы. Здесь в середине между стволами минимальна мощность подстилки и максимальна ее насыщенность тонкими корнями сосны. Особо следует подчеркнуть, что результаты взаимодействия фитогенных полей при расстоянии между стволами от 1.5 до 3 м не сводятся к простому наложению их друг на друга. Так, на границе проекции кроны здесь совсем не наблюдается увеличения мощности мохового покрова или покрытия *Pleurozium schreberi*, характерное для далеко отстоящих деревьев.

Три типа микросреды выделяются на трансектах длиной 3—4 м. Существенное изменение характера варьирования одного показателя (надземная фитомасса кустарничков) происходит сразу, других (характеристик мохового покрова) — лишь при длине трансект 3.5—4 м.

Подводя итоги, мы можем констатировать, что в условиях 60-летнего сосняка чернично-брусничного взаимодействие фитогенных полей деревьев приводит к определенным изменениям в составе и структуре нижних ярусов. Наиболее сильно эффект взаимодействия наблюдается при касании крон двух деревьев. Ведущую роль в распределении по площади видов мохового покрова, черники и брусники играют перераспределение осадков кронами деревьев, мощность подстилки и корневая конкуренция со стороны сосны.

ЛИТЕРАТУРА

Аболинь А. А. Изменение структуры мохового покрова в зависимости от распределения осадков под пологом леса. — Экология, 1974, № 3, с. 51—56. — *Алексеев В. А.* Световой режим леса. Л.: Наука, 1975. 226 с. — *Арискина Н. П.* Моховые синузии в напочвенном покрове хвойных фитоценозов Татарской республики. — Бот. журн., 1962, т. 47, № 5, с. 658—672. — *Ватковский О. С., Головенко С. В., Гришина Л. А.* и др. Скрытоподзолистые геохимически автономные песчаные почвы Валдая и биологическая продуктивность произрастающих на них сосняков. — В кн.: Геохимические и почвенные аспекты в изучении ландшафтов. М.: МГУ, 1975, с. 146—170. — *Волокитина А. В.* Особенности распределения дождевых осадков под пологом хвойного леса. — Лесоведение, 1979, № 2, с. 40—48. — *Гришина Л. А., Коротков К. О.* Структура населения и биомасса крупных почвенных беспозвоночных ельников и сосняков Валдая. — В кн.: Почвы и продуктивность растительных сообществ. М.: МГУ, 1976, с. 114—139. — *Гришина Л. А., Коротков К. О., Онипченко В. Г.* Метод объективного картирования природных объектов. — ДАН СССР, 1978, т. 243, № 1, с. 261—264. — *Карпачевский Л. О.* Пестрота почвенного покрова в лесном биогеоценозе. М.: МГУ, 1977. 312 с. — *Мазинг В. В.* Структурные уровни растительного покрова. — В кн.: Тез. докл. VII Делегат. съезда Всес. бот. о-ва. Донецк, 11—14 мая 1983. Л.: Наука, 1983, с. 151. — *Мельничук В. М.* Определитель лиственных мхов средней полосы и юга европейской части СССР. Киев: Наук. думка, 1970. 442 с. — *Орлов А. Я., Кошельков С. П.* Почвенная экология сосны. М.: Наука, 1971. 324 с. — *Пааль Т. В., Пааль Я. Л., Харин В. Н.* Влияние фитогенных полей деревьев на урожайность брусники. — Растит. ресурсы, 1981, т. 17, № 1, с. 68—74. — *Петров Е. Г.* Водный режим и продуктивность лесных фитоценозов на почвах атмосферного увлажнения. Минск: Наука и техника, 1983. 213 с. — *Плотников В. В.* Эволюция структуры растительных сообществ. М.: Наука, 1979. 275 с. — *Ры-*

син Л. П. Сосновые леса европейской части СССР. М.: Наука, 1975. 212 с. — *Самойлов Ю. И.* Структура фитогенного поля на примере одиночных дубов *Quercus robur* (*Fagacea*). — Бот. журн., 1983, т. 68, № 8, с. 1022—1034. — *Уранов А. А.* Фитогенное поле. — В кн.: Проблемы современной ботаники. Т. 1. М.; Л.: Наука, 1965, с. 251—254. — *Храмцова Н. Ф.* Статистический метод определения биопродуктивности травяных ценозов. — Бот. журн., 1974, т. 59, № 6, с. 815—825. — *Greig-Smith P.* Pattern in vegetation. — J. Ecol., 1979, vol. 67, N 3, p. 755—779. — *Persson H. A.* The distribution and productivity of fine roots in boreal forests. — Plant and Soil, 1983, vol. 71, N 1—3, p. 87—101.

Лаборатория лесоведения АН СССР,
п/о Успенское Московской обл.

Получено 13 I 1986

УДК 582.314 : 631.175 : 581.162.1

Бот. журн., т. 71, № 12

С. И. Грабовик

ВЛИЯНИЕ НЕКОТОРЫХ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ НА СПОРОВУЮ ПРОДУКТИВНОСТЬ СФАГНОВЫХ МХОВ

S. I. GRABOVIK. THE INFLUENCE OF SOME ECOLOGICAL FACTORS ON THE SPORE PRODUCTIVITY OF SPHAGNUM MOSSES

Споровая продуктивность мхов в различных фациях и в пределах одной фации неодинакова. В относительно благоприятных условиях увлажнения мхи обнаруживают наибольший прирост и почти не образуют спорогонов. В местообитаниях с затрудненным водоснабжением прирост снижается, но, как правило, увеличивается число образующихся спорогонов.

Спорообразование сфагновых мхов — эдификаторов болот — изучено очень слабо. В литературе (Савич-Любицкая, 1952) имеются лишь общие замечания об основных периодах роста и примерных сроках рассеивания спор. Особенности спорообразования сфагновых мхов, половой и бесполой форм их развития в зависимости от экологических и ценотических условий важно знать при изучении сукцессионных процессов на болотах. Перед нами стояла задача проверить, когда и при каких условиях наблюдается у сфагновых мхов половое размножение. В числе задач исследования была и такая, как выяснение связи прироста мхов с особенностями их спорообразования в разных экологических условиях. В связи с этим в 1980 г. мы начали наблюдения за споровой продуктивностью основных мхов — эдификаторов: *Sphagnum fuscum* (Schimp.) Klinggr., *S. angustifolium* (Russ.) C. Jens., *S. fallax* (Klinggr.) Klinggr., *S. girgensohnii* Russ., *S. papillosum* Lindb., *S. balticum* (Russ.) C. Jens., *S. majus* (Russ.) C. Jens.[1] В настоящей статье мы остановимся только на споровой продуктивности трех видов: *S. fuscum*, *S. papillosum*, *S. majus*.

Материалы и методика

Исследования выполнены на болотном массиве Неназванное (южная Карелия, дер. Киндасово), относящемся к евтрофно-мезотрофному типу с периферически олиготрофным ходом развития (Елина, 1977). Изучение споровой продуктивности проводили на постоянных линейных трансектах, заложенных в различных болотных фациях (в понимании Лопатина, 1954; Галкиной, 1959), в которых мхи являются эдификаторами растительного покрова, но произрастают в несколько различающихся по режиму увлажнения экологических условиях. В пределах каждой болотной фации были выполнены геоботанические описания растительного покрова по общепринятой методике. Трансекты располагались перпендикулярно формам микрорельефа через все характерные для фации ассо-

---

[1] Названия сфагновых мхов приводятся по Л. И. Савич-Любицкой и З. Н. Смирновой (1968).

циации. Протяженность трансект определялась соотношениями и размерами форм микрорельефа и колебалась от 2 до 5.5 м, а ширина была постоянной — 10 см. Такая ширина была выбрана для удобства подсчета числа спорогонов. Чтобы не нарушать растительный покров трансект, вдоль них прокладывали доски. Внутри каждой трансекты выделяли участки, различающиеся по видовому составу растений и микрорельефу. Для получения наиболее достоверных данных рядом с трансектой выбирали участки, схожие по видовому составу и микрорельефу, где спорогоны подсчитывали на площади 10×10 см с помощью метровки, разделенной тонкой веревкой на квадраты. Такие подсчеты проводили в 50-кратной повторности. В пределах всех пяти изученных трансект, представленных разными фациями, мы выбирали участки с преобладанием *Sphagnum fuscum*, *S. papillosum* и *S. majus*.

Характеристика болотных фаций

Трансекта 1 заложена в олиготрофной грядово-мочажинной фации Sphagneta fusci+Sphagneta baltici, где гряды занимают 60, а мочажины — 40 % площади. Древесный ярус гряд слабо выражен и представлен соснами *Pinus sylvestris* f. *willkommii*, высотой 0.5—1.0 м и *P. sylvestris* f. *litwinowii*, высотой 1.5—3.0 м. В моховом покрове гряд доминирует *Sphagnum fuscum*. В травяно-кустарничковом ярусе, проективное покрытие которого составляет 40 %, встречаются *Betula nana* L., *Ledum palustre* L., *Chamaedaphne calyculata* (L.) Moench, *Andromeda polifolia* L., *Rubus chamaemorus* L.[2] В моховом покрове мочажин доминирует *Sphagnum balticum*. Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса, образованного *Andromeda polifolia* и *Eriophorum vaginatum* L., составляет здесь 25 %, В пределах этой фации изучалась споровая продуктивность *Sphagnum fuscum* и *S. balticum*.

Трансекта 2 характеризует олиготрофную болотную фацию Sphagneta fusci, на которой изучали споровую продуктивность *Sphagnum fuscum*. Микрорельеф волнистый, с чередованием невысоких кочек-подушек шириной 2—3 м и понижений. Кочки составляют до 70 % площади фации. Растительный покров кочек представлен ассоциацией Andromeda polifolia — Rubus chamaemorus — S. fuscum. Эта фация граничит с грядово-мочажинной Sphagneta fusci+Sphagneta baltici. По мере удаления от протекающего ручья уровень грунтовой воды (УГВ) за вегетационный период на кочках колеблется от 50 до 60 см ниже поверхности сфагнового покрова. В растительном покрове фации Sphagneta fusci происходит увеличение площади фусковых синузий и уменьшение синузий *S. balticum*.

Трансекта 3 приурочена к мезоолиготрофной болотной фации Sphagneta majusi. Микрорельеф кочковато-равнинный. Кочки занимают 25, ковры — 75 %. Растительный покров кочек образован ассоциацией Andromeda polifolia — Menyanthes trifoliata — S. papillosum, а ковры — Menyanthes trifoliata+Carex limosa — S. majus. Моховой покров сплошной, плотный. Режим увлажнения постоянный, обильнопроточный (Лопатин, 1971), фация расположена рядом с протекающим ручьем, в который происходит сброс поверхностных и внутриболотных вод, хорошо дренирована. В пределах этой фации изучалась споровая продуктивность *S. majus* и *S. papillosum*.

Трансекта 4 расположена в мезоолиготрофной болотной фации Sphagneta papillosi+Sphagneta majusi. Микрорельеф фации кочковато-мочажинный. Сфагновый покров рыхлый. Мочажины занимают 15 %. Растительный покров мочажин представлен ассоциацией Menyanthes trifoliata+Carex limosa — S. majus, в которой синузии *Sphagnum majus* явно деградируют. Ковер *S. majus* очень рыхлый, несплошной, дернинки этого мха черного цвета. Сами мочажины небольшие по размерам — 0.4—1.0 м. Высокая обводненность и застойность водного режима этой фации способствуют деградации мха. Торфяная залежь под деградирующими синузиями *S. majus* включает в себя чередование торфов из смеси остатков *S. majus* и *S. papillosum* (глубина 0.0—0.1 м), из остатков

[2] Названия цветковых растений приводятся по М. Л. Раменской и В. Н. Андреевой (1982).

S. papillosum (0.1—0.25 м) и из остатков *S. majus* (0.25—0.5). Глубже идет пушицевый торф.

Трансекта 5 заложена в мезотрофной болотной фации Herbeta+Sphagneta papillosi. Растительный покров этой фации имеет комплексный характер. Отрицательные формы микрорельефа фации представлены глубокими озерками с УГВ до +50, +75 см и мочажинами с УГВ +5, +30 см. Озерки и мочажины занимают 76, ковры, лишенные сфагнового покрова — 12 %, положительные формы микрорельефа, образующие ковры и кочки — 12 %. Растительный покров ковров представлен ассоциациями Andromeda polifolia — Carex limosa — S. papillosum, в которых *Sphagnum papillosum* является эдификатором, а кочек — Andromeda polifolia — S. fuscum. УГВ ковров колеблется от 17 до 24 см, а кочек — 24—30 см ниже поверхности сфагнового покрова. Основную роль в образовании ковров и кочек играют *S. papillosum*, *S. magellanicum*. Влияние последних заключается в ускоренном приросте торфа. В условиях этой фации изучалась споровая продуктивность *S. fuscum* и *S. papillosum*.

Вегетационные периоды в годы исследований существенно различались по погодным условиям. Среднемесячная температура в летние месяцы в 1980, 1982, 1984 гг. была ниже нормы, а в остальные годы — выше. Во все годы наблюдений продолжительность вегетационного периода была длиннее средних многолетних (при норме 152 дня), общее количество осадков за период вегетации было различным. Особенно обильные осадки отмечались в 1981 и 1984 гг., в 1982 и 1983 гг. — близки к норме, а в 1980 — ниже нормы (табл. 1).

ТАБЛИЦА 1

Количество осадков за вегетационные периоды (мм) (при норме 316 мм)

Годы	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Всего
1979	57.8	42.9	45.4	31.1	57.6	234.8
1980	18.0	38.0	22.0	24.0	12.0	114.0
1981	15.0	127.0	95.0	140.0	41.0	418.0
1982	62.0	79.0	34.0	84.0	54.0	312.0
1983	43.0	57.0	63.0	50.0	77.0	290.0
1984	80.0	28.0	107.0	64.0	86.0	362.0

В тесной связи с осадками находится УГВ. Наиболее низким он был в вегетационные периоды 1980 и 1983 гг. В 1981 г. (очень влажном) грунтовые воды постоянно поднимались. Так, в олиготрофной грядово-мочажинной фации Sphagneta fusci+Sphagneta baltici в мае они были ниже поверхности сфагнового покрова на 53, а в сентябре — на 35 см. Таким образом, погодные условия в период исследований различались, что отразилось на росте, развитии и споровой продуктивности сфагновых мхов.

Годичный прирост сфагновых мхов определяли методом перевязок, предложенным Д. А. Бегаком (1927). В мае в пределах каждой болотной фации ежегодно перевязывали до 100 особей изучаемого вида сфагнового мха, а в мае следующего года перевязки снимали.

Споровую продуктивность изучали на трансектах. В период интенсивного образования спорогонов в начале вегетационного периода (май—июнь) трансекты посещали 2—3 раза в неделю, позднее — один раз.

Результаты исследований и обсуждение

Все исследуемые нами мхи относятся к двудомным растениям. Из литературы (Савич-Любицкая, Смирнова, 1968) известно, что у двудомных видов женские экземпляры часто бывают более развитыми, чем мужские. Произрастать они могут или в одной дернинке, или в разных. Оплодотворение возможно в случае нахождения мужских и женских растений рядом в общей дернинке, в капельно-жидкой среде, т. е. при достаточном количестве воды. Л. И. Савич-Любицкая (1952) считает, что оплодотворение сфагновых мхов происходит весной. Видеть

ТАБЛИЦА 2

Споровая продуктивность и линейный прирост сфагновых мхов в различных болотных фациях

№ п. п.	Фация	Вид	Число спорогонов на 100 см² (числитель)/линейный прирост (мм) (знаменатель)				
			1980 г.	1981 г.	1982 г.	1983 г.	1984 г.
1	Sphagneta fusci+ +Sphagneta baltici (олиготрофная)	*Sphagnum fuscum*	32/0	6/7±0.1	45/3±0.8	41/0	25/3±0.8
2	Sphagneta fusci (олиготрофная)	*S. fuscum*	32/0	6/9±0.1	39/3±0.8	37/0	10/5±0.1
3	Sphagneta majusi (мезоолиготрофная)	*S. papillosum*	0/9±0.1	0/16±2	1/25±2	2/20±1	0/19±3
		S. majus	0/38±5	0/56±4	1/50±3	1/35±5	0/23±5
4	Sphagneta papillosi+ +Sphagneta majusi (мезоолиготрофная)	*S. papillosum*	0/10±1	0/10±1	2/20±1	0/15±2	0/10±1
		S. majus	0/35±1	0/21±0.8	17/5±0.8	20/5±0.8	10/5±0.8
5	Herbeta+Sphagneta papillosi (мезотрофная)	*S. fuscum*	0/9±0.7	2/7±0.3	2/6±0.3	0/8±1	4/6±0.6
		S. papillosum	0/7±0.5	0/9±0.5	0/6±0.3	0/9±0.7	0/7±1

этот процесс невозможно, поэтому мы отмечали факт осуществившегося оплодотворения по началу развития из женского «цветка» спорогонов.

Как показали наблюдения, мхи начинают расти сразу после таяния снега; это подтверждает и М. А. Илометс (1976). Тогда же начинается и формирование спорогонов. Фенология сфагновых мхов изучена слабо. Неясно, образуются ли спорогоны каждый год или только в годы с особыми условиями окружающей среды и как велика продолжительность всего генеративного цикла. В литературе есть сведения, что у мхов половая (гаметофит) и бесполая (спорофит) формы развития чередуются (Савич-Любицкая, Смирнова, 1968), поэтому основное внимание мы уделяли изучению процесса формирования спорогонов. По нашим данным, первыми появляются спорогоны на олиготрофной грядово-мочажинной фации у Sphagnum fuscum. Очевидно, что это связано с тем, что грунт на повышениях оттаивает быстрее, поэтому и развитие спорогонов начинается раньше. Но в разные годы сроки появления спорогонов не вполне совпадают. На образование и развитие спорогонов влияют не только температура и влажность воздуха, но и освещенность.

Рассмотрим, как изменяется споровая продуктивность сфагновых мхов (табл. 2). Споровую продуктивность *Sphagnum fuscum* изучали на олиготрофных и мезотрофных болотных фациях (№№ трансект 1, 2, 5). Исходя из наших данных, наибольшая споровая продуктивность наблюдается на олиготрофных Sphagneta fusci+S. baltici и Sphagneta fusci болотных фациях (№ 1, 2). Но и в пределах этих фаций в разные годы исследований число спорогонов различно. Как указывалось, оплодотворение происходит весной при достаточном количестве воды в сфагновой дернине. Значит, существенную роль при оплодотворении играют не только количество осадков за весенний период, но и запасы талых вод. Наибольшее число спорогонов мы отмечали в 1980, 1982, 1983, 1984 гг. Очень мало спорогонов образовалось в 1981 г., что можно объяснить более коротким и холодным весенним периодом (по устному сообщению Е. Д. Орлова, в 1980, 1982, 1983, 1984 гг. снег сошел с болота в период с 15 по 28 апреля, а в 1981 г. — 16 мая). В результате оплодотворение было затруднено, а высокая температура (выше средней многолетней — 11.7 °С) и обильные осадки в июне 1981 г. вызвали повышение УГВ и как следствие — интенсивный рост *Sphagnum fuscum*. В остальные годы исследований (с малым количеством осадков) общий прирост мха оказался незначительным. В олиготрофной Sphagneta fusci+S. baltici фации в пределах гряды у растений наблюдается наибольшее число спорогонов на контакте гряды с мочажиной, где отмечено обильное поселение *Mylia anomala* (Hook) S. Gray,[3] который препятствует росту *Sphag-*

[3] Название печеночника приводится по Р. Н. Шлякову (1982).

num fuscum. Об этом же свидетельствуют и данные годичного прироста: во все годы исследований наименьший прирост *Sphagnum fuscum*, а в некоторые годы и полное его отсутствие, наблюдается в пределах данной олиготрофной фации.

По многолетним данным, споровая продуктивность этого мха, произрастающего в различных болотных фациях, неодинакова. В болотной фации Herbeta+Sphagneta papillosi (трансекта № 5), где изучалась споровая продуктивность *Sphagnum fuscum* и *S. papillosum*, отмечаются наиболее благоприятные условия для роста этих мхов. Число спорогонов *S. fuscum* незначительно, а иногда они полностью отсутствуют. В пределах этой фации за вегетационный период не наблюдается больших колебаний УГВ — 16—22 см ниже поверхности сфагнового покрова. Основную роль в формировании сфагнового покрова ковров и кочек играет здесь *S. papillosum.* Этот мох, обладая высокой влагоемкостью, по мере понижения УГВ внедряется в сообщества мочажин. Размножаясь вегетативным способом, он завоевывает новые пространства, что приводит к быстрому разрастанию моховой дернины. Роль сфагновых мхов как эдификаторов обусловливается их быстрым нарастанием вверх, особенностями их анатомического строения, а также способностью в процессе жизнедеятельности формировать слаборазложенный торф (Солоневич, 1966). Последнее может приводить к изменению условий увлажнения. По мере нарастания сфагнового торфа УГВ понижается, что и позволяет внедряться *Sphagnum fuscum*, который прирастает в год примерно на столько же, на сколько и *S. papillosum* (соответственно на 7 и 9 мм). В пределах этой фации образуется незначительное число спорогонов *S. fuscum*, а *S. papillosum* не спороносит совсем. Наши показатели о преобладании вегетативного размножения у сфагновых мхов на болотной фации Herbeta+Sphagneta papillosi согласуются с данными о вегетативном размножении высших растений. Как отмечает М. С. Шалыт (1960), вегетативное размножение у высших растений имеет не меньшее значение, чем семенное, во многих случаях обеспечивая более быстрое завоевание пространства и более плотное заселение последнего.

Споровая продуктивность *Sphagnum majus* изучалась в пределах мезоолиготрофных болотных фаций (трансекты № 3, 4). Спорогоны отмечены у *S. majus* в пределах мезоолиготрофной фации Sphagneta majusi+Sphagneta papillosi (табл. 2). По-видимому, это связано с неблагоприятными условиями произрастания *S. majus.* Взаимодействие между синузиями *S. majus* и *S. papillosum* имеет сложную форму. Годичный прирост второго намного превышает таковой у первого. *S. papillosum* внедряется в дернину *S. majus* и погребает ее. Режим увлажнения фации застойный, грунтовая вода стоит на уровне поверхности сфагнового покрова или выше его. *Sphagnum majus* в мочажинах деградирует. При неблагоприятных условиях развития в пределах этой фации у *S. majus* наблюдается обильное образование спорогонов, а *S. papillosum* не образует спорогонов совсем.

На основании наших данных можно сказать, что споровая продуктивность даже в пределах одной фации неодинакова от года к году и зависит от увлажнения и метеоусловий вегетационного периода. Исследованные сфагновые мхи в благоприятных условиях увлажнения обнаруживают наибольший прирост и почти не образуют спорогонов. В местообитаниях с затрудненным водоснабжением, связанным с низким уровнем грунтовых вод, в течение вегетационного периода наблюдается снижение прироста и, как правило, увеличение числа спорогонов.

ЛИТЕРАТУРА

Бегак Д. А. О приросте торфяников. — Торфяное дело, 1927, № 11, с. 300—306. — *Галкина Е. А.* Болотные ландшафты Карелии и принципы их классификации. — Тр. Карельского филиала АН СССР, 1959, вып. 15, с. 3—48. — *Елина Г. А.* Типы болот Шуйской равнины. — В кн.: Стационарное изучение болот и заболоченных лесов в связи с мелиорацией. Петрозаводск: Изд-во Кар. фил. АН СССР, 1977, с. 5—18. — *Илометс М. А.* Продуктивность сфагнового покрова на примере Гусиного болота. — Тр. Печеро-Илычского гос. заповедника, 1976, вып. 13, с. 40—57. — *Лопатин В. Д.* «Гладкое болото» (торфяная залежь и болотные фации). — Учен. записки ЛГУ. Сер. географ. наук, 1954, № 9, с. 95—181. — *Лопатин В. Д.* Типы режимов влажности почвы в оценке их растительностью. — В кн.: Почвы Карелии и пути повышения их плодородия. Петрозаводск: Изд-во Кар. фил. АН СССР, 1971, с. 80—92. — *Раменская М. Л., Андреева В. Н.* Определитель высших растений Мурман-

ской области и Карелии. Л.: Наука, 1982. 435 с. — *Савич-Любицкая Л. И.* Флора споровых растений СССР. Листостебельные мхи. Т. 1. Сфагновые (торфяные) мхи. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1952. 255 с. — *Савич-Любицкая Л. И., Смирнова З. Н.* Определитель сфагновых мхов СССР. Л.: Наука, 1968. 112 с. — *Солоневич Н. Г.* К биологии сфагновых мхов. — Бот. журн., 1966, т. 51, № 9, с. 1297—1302. — *Шалыт М. С.* Вегетативное размножение и возобновление высших растений и методы его изучения. — В кн.: Полевая геоботаника. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960, т. 2, с. 163—205. — *Шляков Р. Н.* Печеночные мхи Севера СССР. Вып. 5. Печеночники: Лофоколеевые-Риччиевые. Л.: Наука, 1982. 196 с.

Институт биологии Карельского филиала АН СССР,
Петрозаводск.
Получено 6 III 1985.

УДК 634.043 : 211.7 (571.651) Бот. журн., т. 71, № 12

Т. Г. Полозова

ВЛИЯНИЕ ПОЖАРА НА РАСТИТЕЛЬНОСТЬ ЮЖНЫХ ГИПОАРКТИЧЕСКИХ ТУНДР НА ЗАПАДНОЙ ЧУКОТКЕ

T. G. POLOZOVA. THE EFFECT OF FIRE ON THE SOUTHERN HYPOARCTIC TUNDRA VEGETATION IN THE WESTERN CHUKOTKA

Сравниваются вторичные пирогенные сообщества, образовавшиеся в результате пятилетней послепожарной сукцессии, с соответствующими ненарушенными тундровыми сообществами. Описываются изменения состава и структуры сообществ под влиянием пожара, выявлен наиболее устойчивый тип сообществ — кустарничково-кочкарнопушицевая моховая тундра. Рассматривается воздействие пожара на различные компоненты тундровых фитоценозов (кустарники, кустарнички, травы, мхи, лишайники), а также на криогенные процессы в почвогрунтах.

Наблюдения за влиянием пожара на тундровую растительность были проведены в 1982 г. во время работы одного из отрядов Полярной экспедиции Ботанического института им. В. И. Комарова АН СССР в бассейне рек Пинейвеем и Кремянки к юго-западу от Чаунской губы. Район представляет собой увалистую равнину, прилегающую к северо-восточным отрогам Анюйского нагорья.

Мы обратили внимание на то, что на всех осмотренных нами участках гари возраст отросших побегов кустарников и кустарничков одинаков и равен 5 годам. Таким образом, было установлено время пожара — лето 1977 г., что впоследствии подтверждено работниками пожарной охраны Чаунского р-на. Пожар охватил значительную площадь (12 500 га) и продолжался со второй декады июля по 5 августа 1977 г. при ясной и жаркой погоде (20—30 °С) и сильном юго-восточном ветре (до 18 м/с). Необычно сухим и жарким было лето 1977 г. и на Западной Аляске, что также вызвало распространение тундровых пожаров (Hall e. a., 1978, 1980).

Район исследований принадлежит к северному варианту подзоны южных гипоарктических тундр и характеризуется широким распространением на суглинистых водораздельных увалах кустарничково-кочкарнопушицевых моховых тундр, в которых доминируют *Eriophorum vaginatum* L., *Betula exilis* Sukacz., *Salix pulchra* Cham., *Dicranum elongatum* Schleich., *Aulacomnium turgidum* (Wahlenb.) Schwaegr. На грунтах более легкого механического состава или с примесью щебня развиты кустарничково (*Vaccinium uliginosum* L. subsp. *microphyllum* Lange, *V. vitis-idaea* L. subsp. *minus* (Lodd.) Hult., *Empetrum subholarcticum* V. Vassil., *Ledum decumbens* (Ait.) Lodd. ex Steud., *Betula exilis*)-моховые (*Hylocomium splendens* (Hedw.) Br., Sch. et Gmb. var. *alascanum* (Lesq. et James) Limpr., *Aulacomnium turgidum*, *Dicranum elongatum*) бугорковатые или пятнистые тундры, часто со значительной примесью *Carex lugens*. Пологие ложбины на склонах увалов заняты кустарниково(*Salix pulchra*, *Betula exilis*)-кустарничково(*Vaccinium vitis-idaea* subsp. *minus*, *Ledum decumbens*)-моховыми (*Aulacomnium turgidum*, *Dicranum longatum*) тундрами. Для растительности более высоких возвышенностей — форпостов Анюйского нагорья с выходами

коренных пород (г. Пиней, г. 442) характерны разнообразные варианты мохово-лишайниково-кустарничковых горных тундр (с *Dryas punctata* Juz., *Cassiope tetragona* (L.) D. Don, *Salix tschuktschorum* A. Skvorts., *Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum*, *Salix reticulata* L., *Rhododendron parvifolium* Adams, *Diapensia obovata* (Fr. Schmidt) Nakai, *Ledum decumbens*).[1]

Для определения воздействия пожара на тундровую растительность мы выбрали 5 пар эталонных сообществ, непосредственно примыкающих к границе горевшей тундры, но находящихся по разные стороны ее; при этом были заложены такие пробные площади, в исходной идентичности растительности которых мы не сомневались. Граница пожара выражена очень резко; вероятно, он был погашен сильным и продолжительным дождем. К сожалению, мы не наблюдали эту территорию сразу после пожара, а также в течение последующих лет, поэтому не можем судить о первоначальной степени нарушения и последовавших затем начальных стадиях восстановления растительности. Таким образом, нам приходится описывать суммарный эффект нарушения и первых этапов восстановления растительного покрова.

Гарь пушицевой кочкарной тундры на территории, подвергшейся пожару, преобладает по площади. Уже издалека (и с воздуха) она маркируется ослепительно белым аспектом обильно плодоносящей пушицы. При тщательном осмотре оказалось, что полностью уничтожено огнем около 3 % кочек пушицы, вероятно, это были старые, частично деградировавшие кочки, у остальных обгорела ветошь с поверхности и по периферии кочки. «Ядро» кочки из плотно спрессованных побегов со всеми почками возобновления осталось живым. По данным американских авторов, побеги пушицы отрастают вскоре после пожара в то же лето, а побеги кустарников и кустарничков — лишь на следующий год (Wein, Bliss, 1973; Hall e. a., 1978). Увеличивается мощность всех надземных частей пушицы (длина листьев, высота генеративных побегов). Число генеративных побегов возросло в 6 раз по сравнению с эталонным участком, побеги уже на второй-третий год начинают плодоносить, тогда как в ненарушенной пушицевой кочкарной тундре продолжительность цикла развития монокарпических побегов — 6—7 лет. Эти изменения, вероятно, связаны с обогащением почвы зольными элементами, а также с лучшим прогревом почвы вследствие уничтожения пожаром мохового покрова и частичного уничтожения торфянистого горизонта. В период диссеминации все межкочечные промежутки устланы, как снегом, плодами пушицы; здесь же наблюдается очень много всходов и ювенильных особей ее.

Поскольку подавляющее большинство надземных побегов кустарничков и кустарников имеет пятилетний возраст, можно сделать вывод о том, что практически все надземные части их, за редким исключением, были уничтожены огнем в межкочечных понижениях; кроме того, были уничтожены и подземные части (ветви и корни), погруженные в торф и моховой покров. Сохранились живыми лишь стволики, находящиеся в теле самих кочек, они и дали начало вегетативному возобновлению кустарников и кустарничков (*Salix pulchra*, *Betula exilis*, *Ledum decumbens*, *Vaccinium vitis-idaea* subsp. *minus*). Побеги возобновления отличаются большими годичными приростами и более крупными листьями, чем в ненарушенной пушицевой тундре, но не приступили еще к цветению и плодоношению, поэтому всходы и подрост отсутствуют. Покрытие кустарников и кустарничков — менее 3 %, тогда как на контрольном участке оно составляет 15 %. Несколько увеличилось число видов сосудистых за счет появления растений, свойственных слабозадернованным грунтам (*Potentilla stipularis* L., *Luzula nivalis* (Laest.) Spreng., *L. sibirica* V. Krecz., *Valeriana capitata* Pall.).

Коренным образом изменилась структура напочвенного мохового яруса. На ненарушенном участке покрытие зеленых мхов — 20 % (доминируют *Tomenthypnum nitens* (Hedw.) Loeske, *Aulacomnium turgidum*, *Drepanocladus uncinatus* (Hedw.) Warnst., *Hylocomium alaskanum*), сфагновых — 25 % (*Sphagnum fimbriatum* Wils., *S. warnstorffii* Russ., *S. balticum* Russ.); имеется небол-

---

[1] Более подробная характеристика растительности и классификация комплексов растительных сообществ района исследований приводятся в работе С. С. Холода (1986).

шое число кустистых лишайников. Моховой ярус на гари состоит из *Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid. (10 %), *Polytrichum strictum* Sm. (10 %), сфагнов (3 %); слоевищный печеночник *Marchantia polymorpha* L. покрывает 15 % поверхности; лишайников нет совершенно.

Уровень мерзлоты на контрольном участке 1 августа находился на глубине 45 см под кочками, 50 см — под пятнами суглинка, 25 см — под сфагновыми подушками; на горевшем участке — на глубине 60—65 см, кроме того, на гари уменьшилось общее оглеение почвенного профиля.

Значительно дренированные участки склонов водоразделов (на почвах более легкого механического состава или с примесью щебня) заняты лишайниково-осоково-кустарничково-моховой бугорковатой тундрой (доминанты *Carex lugens* H. T. Holm, *Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum*, *Empetrum subholarcticum*, *Betula exilis*, *Ledum decumbens*, *Aulacomnium turgidum*, *Hylocomium alaskanum*, *Dicranum elongatum*, *Ptilidium ciliare* (L.) Hampe), покрытие осоки — 15 %, кустарничков — 45 %, зеленых мхов — 50 %, печеночников — 25 %, кустистых лишайников — 10 %; на выгоревшем участке этой тундры осока покрывает 3—5 %, кустарнички — 3—5 %, зеленые мхи — 40 % (*Ceratodon purpureus* с малой примесью *Polytrichum hyperboreum* R. Br.), печеночники — 15 % (*Marchantia polymorpha*), злаки — 20 %, незадернованный грунт — 30 %. Таким образом, на месте названного выше сообщества после пожара образовалось злаково-печеночниково-моховое с неполностью сомкнутой растительной дерниной. Видовой состав кустарничков по сравнению с контролем резко сократился — полностью уничтожены огнем *Empetrum subholarcticum* (в ненарушенной тундре покрытие — 10 %), *Cassiope tetragona* (в контроле — 3—5 %), *Salix sphenophylla* A. Skvorts. Злаковый ярус (до 80 см высотой) образован главным образом *Arctagrostis latifolia* (R. Br.) Griseb. и *Calamagrostis lapponica* (Wahl.) C. Hartm. (последнего нет на негоревшем участке), в 2 раза увеличился набор разнотравья в основном за счет растений незадернованных или слабо задернованных субстратов: *Artemisia arctica*, *A. kruhsiana* Bess., *Cerastium beeringianum* Cham. et Schlecht., *Epilobium arcticum* Sam., *Chamaerion angustifolium* (L.) Scop., *Ch. latifolium* (L.) Th. Fries et Lange, *Draba hirta* L., *Minuartia rubella* (Wahl.) Hiern. Из 14 видов лишайников на выгоревшем участке не встретилось ни одного. На поверхности почвы образовался прокрашенный углем слой (мощностью 3 см) на месте сгоревшего торфа, мерзлый грунт — на глубине 78 см; на участке того же сообщества с естественной растительностью грунт оттаял до глубины 46 см, мощность торфянистого горизонта — 8 см.

Ложбины на водораздельных склонах заняты кустарничково(25 %, высота 5—7 см)-кустарниково (65 %, высота 35—40 см)-моховыми (80 %) тундрами, в которых доминируют *Betula exilis*, *Salix pulchra*, *Vaccinium vitis-idaea* subsp. *minus*, *V. uliginosum* subsp. *microphyllum*, в моховом ярусе — *Aulacomnium turgidum*, *Dicranum elongatum*, *Ptilidium ciliare*. На сгоревшем участке такой тундры образовалось злаково-печеночниково-моховое вторичное сообщество; покрытие злаков — 55 % (*Calamagrostis lapponica*, *C. holmii* Lange, *Arctagrostis latifolia*), разнообразие злаков увеличилось с 4 до 10 видов. Проективное покрытие кустарников и кустарничков невелико, хотя основные виды сохранились в обилии sol-rar. (обильнее других ерник и брусника), полностью уничтожен *Empetrum subholarcticum*. Из видов разнотравья появились *Chamaerion angustifolium*, *Senecio congestus* (R. Br.) DC., *Polygonum ellipticum* Willd. ex Spreng., *Epilobium palustre* L. Моховой покров на гари состоит из *Ceratodon purpureus* (35 %) с примесью *Polytrichum strictum* (5 %); *Marchantia polymorpha* занимает 25 % поверхности; голый грунт — 20 %; лишайники уничтожены полностью (на негоревшем участке — 9 видов). Для тундр этого типа характерен бугорковатый нанорельеф: бугорки плоские, 40—100 см в поперечнике, высотой 10—25 см. Поверхность мерзлоты находится на глубине 50 см. На гари усилились выпирание и растрескивание бугров, западины между буграми углубились до 40 см, грунт протаял до глубины 80 см.

Ксеромезофитный вариант тундр представлен кобрезиево-голубично-дриадовым сообществом по краю правого высокого берега р. Пинейвеем. Микрорельеф бугристо-трещиноватый: плоские бугорки 30—100 см в диаметре разде-

лены трещинами-западинками 8—15 см шириной. Кустарники (*Salix glauca* L.) размещены отдельными куртинками, высота их 15 см, покрытие 10 %. Кустарничковый ярус (высота до 7 см, покрытие 65 %) состоит из *Dryas punctata*, *Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum*, *Salix sphenophylla*, *Arctous alpina* (L.) Nieden., *Empetrum subholarcticum*, *Vaccinium vitis-idaea* subsp. *minus*. Травянистый ярус из *Kobresia myosuroides* (Vill.) Fiori et Paol. имеет покрытие 10 %. В моховом покрове (10%) преобладают *Rhytidium rugosum* (Hedw.) Kindb., *Distichium capillaceum* (Hedw.) Br., Sch. et Gmb., *Dicranum elongatum* Schleich., в лишайниковом (10 %) — *Cetraria cucullata* (Bell.) Ach., *C. islandica* (L.) Ach., *C. nivalis* (L.) Ach., *Dactylina arctica* (Hook.) Nyl., *D. ramulosa* (Hook.) Tuck. После пожара на месте описанной выше тундры сформировалось вторичное разнотравно(25 %)-злаковое (40 %) печеночниково(20 %)-моховое (60 %) сообщество. Огнем полностью уничтожены *Salix glauca* и *Empetrum subholarcticum*; у других кустарничков наблюдается весьма слабое отрастание из спящих почек, расположенных на подземных корневищах. Хорошо развитый злаковый ярус включает 11 видов (на негоревшем участке — 3), среди них господствуют *Calamagrostis lapponica* (высота 70 см), *Arctagrostis latifolia* (80—90 см), *Poa glauca* Vahl (30 см); кобрезия сохранилась в виде единичных побегов на вершине бугорков. Число видов разнотравья увеличилось с 14 до 21; они здесь играют наибольшую роль в сравнении с другими пирогенными сообществами: *Chamerion angustifolium* (20 %), *Ch. latifolium*, *Artemisia kruhsiana*, *Androsace septentrionalis* L., *Draba parvisiliquosa* Tolm., *Epilobium* sp., *Arabis umbrosa* Turcz., *Myosotis asiatica* (Vesterg.) Schischk. et Serg., *Erysimum pallasii* (Pursh) Fern., *Descurainia sophioides* (Fisch.) O. E. Schulz и другие виды, свойственные нарушенным местообитаниям с несомкнутым покровом растений. В напочвенном покрове доминируют *Ceratodon purpureus* (60 %) и *Marchantia polymorpha* (20 %). Лишайники полностью уничтожены пожаром.

Представляет большой интерес сравнить вторичное сообщество на месте грядово-мочажинного болота с ненарушенным участком того же болота, сохранившегося в непосредственном контакте с гарью. Болото находится в обширной плоской ложбине стока. Граница пожара пересекает как мочажину, так и торфяные гряды, вытянутые вдоль линии стока. Высота гряд над мочажинами 60—100 см., ширина — 6—8 м, длина — несколько десятков метров. На грядах развиты ерниково-сфагновые сообщества (высота ерника 35—40 см) *Betula exilis* (60 %), *Salix pulchra* (15 %), *Sphagnum teres* (Schimp.) Angstr., *S. fimbriatum*, *S. warnstorffii* вместе покрывают 70 % поверхности; имеется примесь зеленых мхов (20 %) — *Aulacomnium palustre* (Hedw.) Schwaegr., *Polytrichum strictum*. Мочажины заняты мохово(15 %)-осоково(20 %)-пушицевой (50 %) растительностью; в травяном ярусе доминируют *Eriophorum polystachion* L. и *Carex stans* Drej., по их фону разбросаны отдельные кустики *Salix pulchra* и *Betula exilis*; в моховом покрове преобладают *Calliergon stramineum* (Brid.) Kindb. и *Drepanocladus fluitans* (Hedw.) Warnst. На горевшем участке два описанных элемента комплекса практически не различаются. Этот участок представляет собой корытообразное углубление, просевшее примерно на глубину 1 м; днище его неровное, бугорковатое; весной в ямках застаивается вода. Здесь возникло арктополевицево-вейниковое печеночниково-моховое сообщество. Площадь голого грунта составляет 15 %. Синузия злаков высотой 40—80 см покрывает 60 % поверхности, в ней доминируют *Arctagrostis latifolia* (20 %), *Calamagrostis holmii* (20 %). В наземном покрове (60 %) — *Ceratodon purpureus*, *Polytrichum strictum*, *Marchantia polymorpha*. Наличие оголенного минерального грунта и избыточное увлажнение привели к поселению *Arctophila fulva* (Trin.) Anderss., *Eriophorum scheuchzeri* Hoppe, *Senecio congestus*, *Epilobium palustre*.

На участке болота с естественной растительностью слой торфа на буграх достигает мощности 30 см, мерзлота отмечена сразу под торфяным горизонтом; в мочажине мощность торфа — 24 см, мерзлота — на глубине 42 см. На гари на буграх с остатками торфа (до глубины 15 см), сверху обуглившегося, грунт оттаял на глубину 70—75 см; в западинке торфа нет совершенно, грунт оттаял на глубину более 1 м.

Кратко подведем итоги наших наблюдений на 5 участках с разной тундровой

растительностью, подвергшихся пожару и претерпевших в последующие 5 лет пирогенную сукцессию.

1. Наиболее устойчивым к воздействию огня оказался зональный тип — кустарниково-кочкарнопушицевая сфагново-зеленомошная тундра, так как в ней сохранились основной доминант и главные структурные особенности (биогенный нанорельеф, размещение кочек на поверхности). Воздействие пожара, кроме того, стимулировало семенное размножение, ускорило развитие пушицы. Устойчивость пушицы к этому воздействию отмечена в Восточно-Сибирской Субарктике (Крючков, 1968), в Западно-Канадской Арктике (Bliss, Wein, 1972), на Аляске (Wein, Bliss, 1973; Hall e. a., 1978). *Eriophorum vaginatum* можно отнести к типу ендьюреров (endurer), следуя системе типов пирогенных стратегий J. Noble и K. Slatier (1977, цит. по Миркину (1985)); к этому типу относятся виды, сохраняющиеся во время пожара за счет подземных органов вегетативного размножения и быстро отрастающие после пожара.

Пушица не только сама переживает пожар, но дает защиту от огня основным кустарничкам, свойственным пушицевым кочкарным тундрам (*Salix pulchra*, *Betula exilis*, *Ledum decumbens*, *Vaccinium vitis-idaea* subsp. *minus*). В межкочечных промежутках и на поверхности кочек кустарнички были полностью уничтожены огнем, тогда как внутри плотных кочек ветви и корневища их сохранились и дали начало довольно обильным и хорошо растущим порослевым побегам, которые в ближайшие годы, безусловно, будут плодоносить и станут источником семян для заселения межкочечных промежутков. Межкочия будут заселяться и путем вегетативного разрастания кустарничков. R. W. Wein и L. C. Bliss (1973) также пришли к выводу о быстром восстановлении фитомассы пушицы и кустарничков после пожара в пушицевых кочкарных тундрах на Аляске. По их данным, годичный прирост восстанавливается уже через 2 года, а общий запас фитомассы цветковых растений — через 7 лет. Ни из подробной работы названных исследователей, ни из наших наблюдений нельзя сделать заключения о времени полного восстановления структуры этих сообществ, включая моховой покров.

Особенностью послепожарной сукцессии пушицевых кочкарных тундр является крайне незначительная роль в ней видов, чуждых этому зональному типу сообществ.

2. В четырех других сообществах, начиная от ксеромезофитных до гигрофитных, следствием пожара было полное уничтожение предшествующей растительности и развитие на ее месте единообразных злаковых сообществ (*Arctagrostis latifolia*, виды *Calamagrostis*) с *Marchantia polymorpha* и *Ceratodon purpureus* в напочвенном покрове; на более сухих местообитаниях наблюдается довольно значительная примесь эрозиофильного разнотравья (*Cerastium beeringianum*, *Draba parvisiliquosa*, *D. hirta*, *Erysimum pallasii*, *Descurainia sophioides*, *Androsace septentrionalis*, *Chamerion angustifolium*, *Ch. latifolium*, *Artemisia krushiana*), на сырых участках к злакам примешиваются *Senecio congestus*, *Carex stans*, *Eriophorum polystachion*, *E. scheuchzeri*.

Видовое разнообразие злаков по сравнению с ненарушенной тундрой увеличивается в несколько раз, обилие и покрытие — во много раз, возрастает почти в два раза высота, усиливается плодоношение. Главнейшие доминанты этих вторичных сообществ — *Arctagrostis latifolia* и *Calamagrostis lapponica*. Первый — почти повсеместный вид с широкой экологической амплитудой — отсутствует лишь в крайне сухих и сильно увлажненных местообитаниях; в тундрах с сомкнутым растительным покровом обилие его незначительно (sol, редко sp). Этот вид быстро и положительно реагирует на нарушение растительной дернины увеличением обилия, высоты, жизненности. Его корневища растут горизонтально на глубине 4—7 см от поверхности почвы со скоростью 6—10 см в год, в месте перехода от горизонтальной подземной к вертикальной надземной части интенсивно ветвятся с образованием короткокорневищных побегов. Таким образом, этот злак можно отнести к длиннокорневищно-кустовым растениям, сочетающим способность к быстрому разрастанию со способностью к задернению поверхности. На эродированных местообитаниях и пожарищах у *A. latifolia* ускоряется цикл развития монокарпических побегов (вместо трех лет — два года) и выпадает из цикла фаза вегетативной розетки — горизон-

тальное подземное корневище завершается в надземной части вертикальным безрозеточным генеративным побегом. *Calamagrostis lapponica* по структуре побеговой системы сходен с арктополевицей. У вейника имеется система подземных коммуникативных корневищ, которые в местах выхода на поверхность дают начало парциальным кустам из побегов с более короткой корневищной частью. Цикл развития монокарпических побегов продолжается 3 года (до 5 лет в ненарушенных местообитаниях); надземные розеточные побеги легко удлиняются и переходят в ползучие безрозеточные, что способствует быстрому захвату и задернению поверхности.

3. На главнейшие компоненты тундровой растительности пожар воздействует по-разному. У кустарников и кустарничков надземные части уничтожаются практически полностью, а также и подземные (полегшие стволики, корневища, корни), если размещаются в торфянистом горизонте, но они сохраняются в минеральном грунте или в кочках пушицы. Способность к отрастанию неодинакова у разных видов. Хорошая поросль из спящих почек образуется у *Salix pulchra*, *Betula exilis*, *Ledum decumbens*, *Vaccinium vitis-idaea* subsp. *minus*. *Dryas punctata*, *Arctous alpina*, *Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum*, *Salix glauca*, *S. sphenophylla* развивают небольшое количество угнетенных порослевых побегов, что связано с сильным повреждением поверхностных корневых систем, выгоревших вместе с торфянистым горизонтом, и с уничтожением микоризы (отрицательное влияние пожара на кустарнички отмечает также Н. Ф. Белый (1974)). *Empetrum subholarcticum* и *Cassiope tetragona* полностью уничтожаются огнем и не способны к возобновлению из спящих почек. Целиком уничтожаются пожаром всходы и молодой подрост кустарничков. Семенное возобновление их заторможено, так как порослевые побеги не сразу вступают в фазу плодоношения. Занос семян ягодных кустарничков (шикши, брусники, голубики) птицами затруднен из-за того, что территория пожарищ мало привлекательна для птиц, в частности для куропаток.

У злаков надземные части сгорают, но быстро восстанавливаются из корневищ и семян. Уничтожение тундровой дернины, усиление дренажа, прогревание и удобрение почвы золой положительно сказываются на их обилии вегетативной мощности и семенном возобновлении. У осоковых (*Eriophorum vaginatum*, *Carex lugens*) сгорают ветошь и отмершие части кочек, живые части кочек сохраняются (в меньшей степени у *Carex lugens*); хорошо сохраняются корневища *Carex stans* и *Eriophorum polystachyon*, из которых отрастают надземные побеги, формирующие травостой.

Из видов разнотравья хорошо сохраняются и восстанавливаются длиннокорневищные *Valeriana capitata*, *Saxifraga nelsoniana* D. Don, *Nardosmia frigida* (L.) Hook. Мхи полностью уничтожаются пожаром, за исключением редких пятен сфагнов; восстановление мохового покрова начинается не с аборигенных видов, а с поселения и бурного разрастания *Ceratodon purpureus*. Пожар оказывает некоторое стимулирующее воздействие на возобновление видов *Polytrichum*. Другие виды мхов в течение истекшего пятилетия не возобновились. Также не возобновились лишайники, полностью уничтоженные пожаром.

4. Следствием пожара явилось понижение верхнего уровня вечномерзлого грунта; в кустарничково-кочкарнопушицевой моховой тундре — на 30—35 %, в лишайниково-осоково-кустарничково-моховой — на 70 %, в кустарничково-кустарниково-моховой — на 60 %, на грядово-мочажинном болоте под торфяными грядами — на 133 %, под мочажинами — на 150 % по сравнению с негоревшими участками тех же сообществ. Усилились криотурбация грунта и термокарстовые процессы (в особенности на сырых экотопах). Американские авторы (Hall e. a., 1978) сразу после пожара констатировали опускание мерзлоты на 10 см в кочкарной пушицевой тундре Западной Аляски; в ряде работ (Brown, Grave, 1978; Hall e. a., 1980) указывается, что мощность активного сезонно-оттаивающего слоя после пожара может прогрессивно увеличиваться в течение десятилетий.

ЛИТЕРАТУРА

Белый Н. Ф. Влияние пожаров на оленьи пастбища в Магаданской области. — В кн.: Биологические проблемы Севера. VI симпозиум. Вып. 3. Ботаника и растительные ресурсы (Тез. докл.). Якутск: Якутский фил. СО АН СССР, 1974, с. 141—147. — *Крючков В. В.*

Кочкарные тундры. — Бот. журн., 1968, т. 53, № 12, с. 1716—1730. — *Миркин Б. М.* (Рецензия). The role of fire in northern circumpolar ecosystems / Ed. R. W. Wein, D. A. MacLean (SCOPE). Chister etc.: J. Wiley et Sons, 1983. 321 p. — Бот. журн., 1985, т. 70, № 2, с. 287—290. — *Холод С. С.* Структура растительного покрова и ее отражение на геоботанических картах (на примере тундр Западной Чукотки): Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Л., 1986. 18 с. — *Bliss L. C.*, *Wein R. W.* Plant community responses to disturbances in the western Canadian Arctic.— Can. J. Bot., 1972, vol. 50, p. 1079—1109. — *Brown J.*, *Grave N. A.* Physical and thermal disturbance and protection of permafrost. — In: Third International Conference on Permafrost, proceedings. Vol. 2. Ottawa, 1978, p. 51—91. — *Fetcher N.*, *Shaver G. R.* Life histories of tillers of *Eriophorum vaginatum* in relation to tundra disturbance. — J. Ecol., 1983, vol. 17, N 1, p. 131—147. — *Hall D. K.*, *Brown J.*, *Johnson L.* The 1977 tundra fire in the Kokolik river area of Alaska. — Arctic, 1978, vol. 31, N 1, p. 54—58. — *Hall D. K.*, *Ormsby J. P.*, *Johnson L.*, *Brown J.* Landsat digital analysis of the initial recovery of burned tundra at Kokolik River, Alaska. — Remote Sensing of Environment, 1980, N 10, p. 263—272. — *Wein R. W.* Frequency and characteristics of arctic tundra fires. — Arctic, 1976, vol. 29, N 4, p. 213—222. — *Wein R. W.*, *Bliss L. C.* Changes in arctic Eriophorum tussock communities following fire. — Ecology, 1973, vol. 54, N 4, p. 845—852.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 14 III 1986.

УДК 581.524.34

Бот. журн., т. 71, № 12

В. А. Мартыненко

ЕСТЕСТВЕННОЕ ЗАРАСТАНИЕ ТЕХНОГЕННЫХ УЧАСТКОВ НА ПРИПОЛЯРНОМ УРАЛЕ

V. A. MARTINENKO. NATURAL REVEGETATION OF TECHNOGENIC AREAS IN THE SUB-POLAR URAL MOUNTAINS

Изучены первые стадии восстановления растительности после разработки полезных ископаемых в горных условиях, выявлены 111 видов растений, участвующих в зарастании, включая 6 видов мохообразных. Обследована растительность придорожных полос.

В некоторых районах нашей страны техногенные факторы в значительной степени определяют формирование современных ландшафтов (Зайцев, Максимова, 1974; Кондратюк и др., 1980). При этом естественная растительность уничтожается или сильно нарушается, а формирующиеся после техногенного воздействия растительные сообщества отличаются от исходных. В 1984 г. в горно-лесном поясе западного макросклона Приполярного Урала в бассейне р. Кожим мы обследовали участки речных долин, где 1—3 года назад производилась добыча полезных ископаемых открытым способом. Естественная растительность района работ представлена горными еловыми, елово-березовыми, пихтово-еловыми лесами, которые с увеличением высоты над уровнем моря замещаются лиственничными лесами и редколесьями, а выше 450—500 м — ерниковыми и мохово-лишайниковыми горными тундрами. В лесах хорошо развит кустарниковый ярус из *Ledum palustre*, *Betula nana*, *Salix phylicifolia*, *S. glauca*, *S. lapponum*, а также моховой покров. Из кустарничков обычны *Vaccinium uliginosum*, *V. myrtillus*, *V. vitis-idaea*. Травянистые растения чаще приурочены к прирусловым луговинам и бечевникам, скальным обнажениям.

На обследованных нами промышленных полигонах растительный покров был полностью уничтожен разработками, приречные части горных долин разрушены, образованы отвалы из твердых пород и рыхлых грунтов. На прилегающих к полигонам территориях растительность нарушена вырубками и беспорядочной ездой тяжелого транспорта.

Целью наших исследований были выявление видового состава растений, участвующих в зарастании промышленных полигонов, изучение первых стадий восстановления растительного покрова на разном по механическому составу субстрате в горных условиях.

На каменистых и рыхлых отвалах, дамбах, осушенных днищах временных водоемов, на высотах 400 и 200 м над ур. м. закладывали площадки 10×10 м, на которых учитывали все виды сосудистых растений и мохообразных (см. таблицу). Несмотря на кажущуюся безжизненность отработанных полигонов, на них обнаружены 105 видов сосудистых растений и 6 видов мохообразных. Интенсивность зарастания зависит от механического состава субстрата. На крупнокаменистых отвалах через 1—3 года после прекращения разработок отмечали отдельные экземпляры или куртины растений, расположенные друг от друга на расстоянии 1 м и более (*Festuca ovina*, *Poa pratensis*, *P. alpina*, *Papaver lapponicum* subsp. *jugoricum*, *Sanguisorba officinalis*, *Chamerion angustifolium*, *Artemisia tilesii* и др.). Среднее число видов на 100 м² — 8, каждый из них представлен одним-несколькими экземплярами. Всего на крупнокаменистых отвалах произрастают 42 вида растений.

Совершенно иная картина наблюдается на отвалах, в которых наряду с валунами и галькой имеется значительная примесь мелкозема. В зарастании таких отвалов принимают участие 52 вида растений. Разнообразие травянистых многолетников и обилие многих из них заметно возрастают. Среднее число видов на 100 м² составляет 18. Местами из перечисленных выше злаков, а также из *Calamagrostis lapponica*, *Chamerion angustifolium*, *Equisetum arvense* образуются фрагменты сообществ с проективным покрытием до 30 %. Появляются единичные всходы и подрост кустарников *Betula nana*, *Salix phylicifolia* и др.

На некоторой части промышленных полигонов сразу же после прекращения разработок была произведена техническая рекультивация — разравнивание отвалов. На крупнокаменистых выровненных участках интенсивность зарастания не увеличивалась, отдельные удаленные друг от друга экземпляры растений располагались в бороздках, образовавшихся при рекультивации. При разравнивании отвалов, содержащих значительное количество мелкозема или рыхлого вскрышного грунта, через 1—2 года наблюдалось формирование травостоев из *Poa pratensis* и *Equisetum arvense* с проективным покрытием 30—60 %, а также фрагментов сообществ из *Alopecurus pratensis*, *Calamagrostis purpurea*, *Deschampsia cespitosa*, *Poa pratensis* и *P. alpina* с групповым размещением отдельных видов. Следует, однако, заметить, что площади с сомкнутым травостоем в пределах промышленных полигонов незначительны.

Наиболее богатые по флористическому составу травянистые сообщества формируются через 3 года после прекращения разработок на песчаных отвалах вдоль русла реки. Среднее число видов на 100 м² здесь составляет 30. В зарастании принимают участие 75 видов растений, среди них типичные для бечевников горных рек Урала виды бобовых и разнотравья: *Astragalus frigidus*, *Hedysarum arcticum*, *Oxytropis sordida*, *Galium boreale*, *Chamerion latifolium*, *Linum boreale*, *Heracleum sibiricum*, *Dianthus superbus* и многие другие. Проективное покрытие травостоя не превышает 60 %. В отличие от приведенных выше примеров зарастания отвалов на песках невелика роль злаков. Хотя число видов этого семейства может достигать 7—8 на 100 м², но встречаются они отдельными экземплярами, единично.

На отвалах промплощадок, сложенных рыхлыми вскрышными грунтами, часто с примесью торфа наряду со злаками и хвощами поселяются многие виды разнотравья; *Veronica longifolia*, *Polygonum bistorta*, *Valeriana wolgensis*, *Polemonium acutiflorum*.

Иногда такие отвалы покрыты только *Chamerion angustifolium*, изредка на них сохраняются фрагменты первичной растительности из *Salix phylicifolia*, *Betula nana*, *Vaccinium uliginosum*, *Polytrichum juniperinum*. Общее число видов растений на этих местообитаниях равно 68.

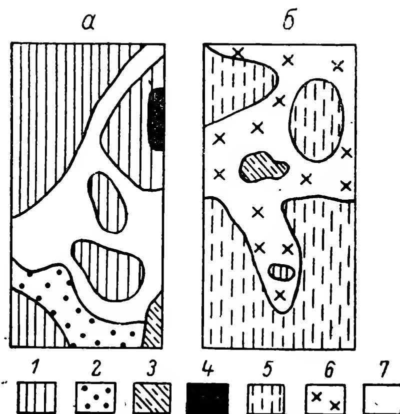
На осушенных 2—3 года назад днищах временных водоемов первым поселяется мох *Funaria hygrometrica*, который образует кольцо по периферии обсохшего дна. Вместе с этим видом рассеянно встречаются куртины *Marchantia polymorpha*, а за пределами кольца мохообразных в центре осушенного водоема отмечаются отдельные экземпляры *Rorippa palustris*, *Poa palustris*, *P. pratensis*, *Chamerion angustifolium*. Среднее число видов на 100 м² равно 5. Всего на этих местообитаниях отмечен 31 вид сосудистых растений и 2 вида мохообразных. В двух случаях на песчаном днище наблюдалось образование сомкну-

Константность видов растений на нарушенных разработкой участках, в процентах (+ — единично)

Вид	Отвалы				Днища осушенных водоемов
	крупнокаменистые	каменистые с мелкоземом	песчаные	рыхлый грунт, торф	
Травянистые растения					
Злаки					
Agrostis borealis Hartm.	15	—	30	—	+
A. gigantea Roth	—	+	50	10	—
Alopecurus aequalis Sobol.	—	—	—	—	10
A. pratensis L.	10	30	40	15	+
Anthoxanthum alpinum A. et D. Löve	+	20	—	—	—
Arctagrostis latifolia (R. Br.) Grieseb.	—	20	10	15	—
Bromopsis pumpelliana (Schribn.) Holub	—	20	40	15	—
Calamagrostis lapponica (Wahl.) Hartm.	10	20	20	35	20
C. purpurea (Trin.) Trin.	—	20	20	25	—
Deschampsia cespitosa (L.) Beauv.	+	—	10	—	+
Elymus mutabilis (Drob.) Tzvel.	15	20	50	15	15
Festuca ovina L.	40	70	50	45	40
F. rubra L.	15	30	70	15	+
Lerchenfeldia flexuosa (L.) Schur.	10	—	—	+	—
Poa alpina L.	35	45	80	40	+
P. arctica R. Br.	—	—	+	—	—
P. palustris L.	—	20	40	20	10
P. pratensis L.	70	80	90	90	60
P. supina Schrad.	+	—	—	—	—
Phleum alpinum L.	—	—	30	10	+
Trisetum spicatum (L.) Richt.	—	—	10	—	—
Разнотравье, бобовые					
Achillea millefolium L.	15	40	60	40	30
Allium schoenoprasum L.	—	—	30	+	—
Angelica archangelica L.	—	10	—	+	—
Anthriscus sylvestris (L.) Hoffm.	—	—	+	—	—
Arabis alpina L.	—	20	10	15	—
Artemisia tilesii Ledeb.	15	—	30	+	—
Aster subintegerrimus (Trautv.) Ostenf. ex Resvoll.	—	—	50	25	—
Astragalus frigidus (L.) A. Gray	—	10	10	—	—
A. subpolaris Boriss. et Schischk.	10	—	40	—	—
Caltha palustris L.	—	—	+	—	—
Campanula rotundifolia L.	+	—	20	10	+
Cerastium arvense L.	—	+	50	—	15
Chamerion angustifolium (L.) Holub.	80	60	40	60	15
Ch. latifolium (L.) Holub	—	10	30	—	—
Delphinium elatum L.	—	+	—	+	—
Dianthus superbus L.	—	30	40	10	—
Draba sibirica (Pall.) Thell.	10	20	—	—	—
Epilobium palustre L.	—	10	—	+	15
E. davuricum Fisch.	—	—	+	+	+
Euphrasia frigida Pugsl.	—	—	+	—	+
Galium boreale L.	—	45	50	35	—
G. uliginosum L.	—	—	—	15	—
Gastrolychnis apetala (L.) Tolm. et Kozhanczikov	—	+	—	—	—
Geranium albiflorum Ledeb.	10	—	10	+	—
Hedysarum arcticum B. Fedtsch.	—	—	20	—	—
Heracleum sibiricum L.	10	—	+	15	—
Hieracium umbellatum L.	—	—	—	15	—
Linum boreale Juz.	—	—	30	—	—
Ligularia sibirica (L.) Cass.	—	—	+	15	—
Minuartia verna (L.) Hiern.	—	—	—	+	—
Oxyria digyna (L.) Hill.	—	—	10	—	—
Oxytropis sordida (Willd.) Pers.	—	—	+	—	—
Pachypleurum alpinum Ledeb.	—	—	10	—	—
Papaver lapponicum subsp. *jugoricum* (Tolm.) Tolm.	+	+	—	—	—
Petasites frigidus (L.) Cass.	+	—	—	—	—
P. radiatus (J. F. Gmel.) Toman.	—	—	20	—	—

Вид	Отвалы				Днища осушенных водоемов
	крупнокаменистые	каменистые с мелкоземом	песчаные	рыхлый грунт, торф	
Polemonium acutiflorum Willd. ex Roem. et Schult.	—	30	10	35	—
Polygonum bistorta L.	15	20	+	25	20
P. humifusum Merck ex C. Koch.	—	—	10	15	10
P. viviparum L.	—	20	60	10	+
Potentilla crantzii (Crantz) Beck.	+	—	—	—	—
Ranunculus borealis Trautv.	10	+	20	—	—
Rorippa palustris (Leyss.) Bess.	10	10	—	25	15
Rubus arcticus L.	10	—	—	10	—
R. chamaemorus L.	—	—	—	+	—
R. saxatilis L.	—	—	+	—	—
Sanguisorba officinalis L.	10	45	50	25	—
Saxifraga cernua L.	—	—	+	—	—
Silene acaulis (L.) Jacq.	—	—	+	—	—
Solidago virgaurea L.	—	—	50	—	—
Stellaria calycantha (Ledeb.) Bong.	—	—	—	+	—
S. longifolia Muehl. ex Willd.	—	—	+	+	—
S. media (L.) Cyr.	—	—	—	+	—
S. palustris L.	—	—	—	15	—
S. peduncularis Bunge	—	—	+	—	—
Tanacetum bipinnatum (L.) Sch. Bip.	25	55	60	45	—
Thalictrum minus L.	—	—	10	15	—
Trientalis europaeus L.	—	—	—	+	—
Tussilago farfara L.	+	—	—	—	—
Valeriana wolgensis Kazak.	—	20	—	10	—
Veronica longifolia L.	10	30	20	20	+
Осоки, хвощи, ситники					
Carex acuta L.	—	—	—	10	—
C. bigelowii subsp. *arctisibirica* (Jurtz.) A. et D. Löve	—	30	30	25	15
C. brunnescens (Pers.) Poir.	40	20	—	10	15
C. redowskiana C. A. Mey.	—	+	—	—	—
Equisetum arvense L.	25	45	50	35	50
E. palustre L.	—	—	—	—	15
E. pratense L.	—	40	10	25	+
Luzula frigida (Buch.) Sam.	25	40	20	20	—
L. parviflora (Ehrh.) Desv.	10	—	—	15	—
L. spicata (L.) DC.	—	20	—	10	—
Деревья (всходы), кустарники, кустарнички					
Betula humilis Schrank	—	—	+	—	—
B. nana L.	+	20	+	10	—
B. pubescens Ehrh.	—	—	+	—	—
Larix sibirica Ledeb.	—	—	—	+	—
Pentaphylloides fruticosa (L.) O. Schwarz.	—	+	40	—	—
Rosa acicularis Lindl.	15	—	+	20	—
Salix sp.	15	10	10	25	30
S. dasyclados Wimm.	—	—	+	—	—
S. lapponum L.	—	—	+	15	—
S. phylicifolia L.	+	25	40	25	10
S. reticulata L.	+	+	—	—	—
S. viminalis L.	—	—	+	—	—
Vaccinium uliginosum L.	—	—	—	10	—
Мохообразные					
Bryum sp.	—	+	10	—	—
Funaria hygrometrica Hedw.	10	25	—	—	50
Hypnum lindbergii Mitt.	—	—	—	+	—
Marchantia polymorpha L.	15	10	10	—	30
Pleurozium schreberi (Brid.) Mitt.	—	—	—	10	—
Polytrichum juniperinum Hedw.	—	10	—	10	—

Примечание. Для каждого типа местообитаний константность определялась не менее чем из 10 описаний.



Формирование растительного покрова на техногенных участках.

а — каменистые выровненные отвалы с примесью мелкозема, *б* — дно осушенного водоема; *1* — *Poa pratensis*, *2* — *P. alpina*, *3* — *P. palustris*, *4* — *Artemisia tilestii*, *5* — *Alopecurus aequalis*, *6* — *Equisetum arvense*, *7* — голый грунт.

того травостоя из *Alopecurus aequalis* или *Equisetum arvense* (см. рисунок). На участках, расположенных на высоте 200 м над ур. м., на илистых днищах осушенных водоемов постоянно присутствует *Polygonum humifusum*.

На восточном склоне Урала через 10—15 лет на месте водоемов такого рода появилась болотная растительность (Накаряков, 1977).

Придорожные полосы грунтовых дорог,[1] так же как и другие типы нарушенной поверхности, на высотах от 200 до 400 м над ур. м. зарастают многолетними травами. Первичная естественная растительность (ерниковая и ивняковая тундра, лиственничные редколесья и еловые леса) вдоль постоянно действующих трасс уничтожена или сильно нарушена. На дренированных участках придорожных территорий встречаются вейниковый (*Calamagrostis lapponica*), овечьеовсяницевый (*Festuca ovina*), реже мятликовый (*Poa pratensis*) и щучковый (*Deschampsia cespitosa*) типы зарастания. На сырых заболоченных местах появляется сплошной покров из *Eriophorum scheuchzeri* Hoppe или *Rubus chamaemorus* L. По дорогам в районы разработок проникло несколько сорных видов: *Raphanus raphanistrum* L., *Fallopia convolvulus* (L.) A. Löve, *Stellaria media* (L.) Cyr.

Вдоль старых вездеходных следов сохраняются остатки первичной растительности из *Salix phylicifolia* и *Betula nana*, однако высота этих кустарников в среднем не превышает 20 см, в то время как на нетронутых участках она составляет 70 см. При прекращении езды пятна голого грунта быстро зарастают мхами *Polytrichum juniperinum* и *Pleurozium schreberi*. Из многолетних трав активно расселяются *Festuca ovina*, *Calamagrostis lapponica*, *Carex bigelowii* subsp. *arctisibirica*, *C. brunnescens*.

Всего в зарастании дорог и придорожных полос принимают участие 75 видов сосудистых растений и 7 видов мохообразных. Среднее число видов на 100 м^2 составляет 14.

При прекращении разработок полезных ископаемых открытым способом в горно-лесном поясе происходит восстановление растительного покрова, скорость которого зависит от механического состава грунтов нарушенных участков. Наиболее медленно зарастают каменистые полигоны, где встречаются отдельные экземпляры растений; на мелкоземе, рыхлых вскрышных грунтах и особенно на песках формируются фрагменты слабо и нормально сомкнутых растительных сообществ, но через 1—3 года после окончания разработки полезных ископаемых площади их невелики.

Техническая рекультивация дает эффект на участках, покрытых рыхлым грунтом. Учитывая довольно высокую активность злаков в восстановлении растительного покрова на отработанных полигонах, можно рекомендовать их для испытания при биологической рекультивации техногенных ландшафтов. Положительный опыт создания посевов многолетних трав на нарушенных промышленных территориях на Урале уже имеется (Накаряков, Назаренко, 1977; Смирнов и др., 1980).

Отмеченные нами особенности зарастания нарушенных открытыми горными разработками участков характерны как для близлежащих промышленных районов (Шавкунова, 1979; Лукьянец и др., 1984), так и для всего Севера СССР (Зайцев, Максимова, 1974; Хантимер, 1974; Оловин, 1980).

[1] Придорожные местообитания в таблице не учитываются.

ЛИТЕРАТУРА

Зайцев Г. А., Максимова В. Ф. К вопросу о биологической рекультивации в техногенных ландшафтах Верхней Колымы. — В кн.: Биология лесообразующих пород, лесные биогеоценозы, лесное хозяйство: Тез. 6 симп. «Биологические проблемы Севера». Якутск: Якутск. фил. СО АН СССР, 1974, вып. 5, с. 38—39. — *Кондратюк Е. Н., Тарабрин В. П., Бакланов В. И. и др.* Промышленная ботаника. Киев: Наук. думка, 1980. 258 с. — *Лукьянец А. И., Ужегова И. А., Бердюгин К. И.* Естественное зарастание и возможности биологической рекультивации территорий, нарушенных разработкой россыпных месторождений на Приполярном Урале. — В кн.: Устойчивость растительности к антропогенным факторам и биорекультивация в условиях Севера. Материалы Всес. совещ. «Охрана растительного мира северных регионов». Сыктывкар: Изд-во Коми фил. АН СССР, 1984, с. 83—86. — *Накаряков А. В.* Площади отработанных россыпных месторождений как специфический объект рекультивации. — В кн.: Восстановление техногенных ландшафтов Сибири. Новосибирск: Наука, 1977, с. 27—42. — *Накаряков А. В., Назаренко В. В.* О создании луговых угодий на отработанных дражных полигонах Урала. — В кн.: Восстановление техногенных ландшафтов Сибири. Новосибирск: Наука, 1977, с. 139—148. — *Оловин Б. А.* Некоторые вопросы охраны окружающей среды в связи с разработкой россыпных месторождений Севера. — В кн.: Охрана окружающей среды при освоении области многолетнемерзлых пород. М.: Наука, 1980, с. 50—55. — *Смирнов В. В., Марахтанов В. П., Ливеровская И. Т. и др.* Нарушения природной среды и первые стадии восстановления почвенно-растительного покрова при некоторых видах линейного строительства. — В кн.: Охрана окружающей среды при освоении области многолетнемерзлых пород. М.: Наука, 1980. с. 121—127. — *Хантимер И. С.* Сельскохозяйственное освоение тундры. Л.: Наука, 1974. 225 с. — *Шавкунова В. Ф.* Формирование растительного покрова на дражных отвалах. — В кн.: Человек и ландшафты (информационные материалы). Свердловск: Изд-во УНЦ АН СССР, 1979, с. 65—66.

Институт биологии Коми филиала АН СССР, Сыктывкар.

Получено 10 II 1986.

УДК 58 (077) Бот. журн., т. 71, № 12

Г. Ф. Антонова

ГЕРБАРИЙ ЧИТИНСКОГО ОБЛАСТНОГО КРАЕВЕДЧЕСКОГО МУЗЕЯ

G. F. ANTONOVA. HERBARIUM OF THE CHITA MUSEUM OF REGIONAL STUDIES

Создание малых гербариев при краеведческих музеях имеет существенное значение для более детального изучения флоры отдельных районов страны, а также для пропаганды природоохранных и краеведческих знаний.

По данным А. К. Скворцова (1977), во всем мире известно 23 крупных гербария (от 2 млн. гербарных листов и более). Средних по величине гербариев значительно больше. В СССР их 17. Есть еще так называемые малые гербарии, специализирующиеся на местной флоре. Они создаются при институтах, музеях, заповедниках и имеют большое значение для науки, так как содержат ценную, часто уникальную информацию о флоре данного края, области или района.

Такой малый научный гербарий был создан более 20 лет назад при Читинском областном краеведческом музее, хотя ботанические коллекции стали поступать с первых же дней основания музея (1895). Крупнейшим событием в культурной жизни Забайкалья на рубеже XIX—XX вв. явилось открытие в 1894 г. Забайкальского отдела Русского географического общества (ЗОРГО).

В этот период деятельность почти всех краеведов, изучавших и обследовавших Читинскую обл., тесно связана с ЗОРГО. По инициативе энтузиастов, видных краеведов А. К. Кузнецова, Г. А. Стукова, Д. М. Головачева, Н. В. Кирилова, в Чите 16 (29) апреля 1895 г. был торжественно открыт Забайкальский краеведческий музей.

В отчете Читинского отделения Приамурского отдела Русского географического общества за 1895 г. в § 1 программы и правил Областного музея записано: «музей должен представлять наглядную картину природы, как окружающей нас, так и отжившей, и проявлений человеческого ума как в настоящее время, так и в прошедшем» (с. 49). В первый же год существования музея в его естест-

венно-исторический отдел в раздел «Ботаника» поступило 2634 единицы хранения из гербарных коллекций известного забайкальского краеведа Стукова, послужившие впоследствии основой для создания научного гербария музея.

Почетный член ЗОРГО Стуков вел большую работу по изучению флоры Забайкалья. Свои ботанические сборы он проводил в Нерчинском, Нерчинско-Заводском, Читинском, Акшинском, Верхне-Удинском и других районах области. В 1908 г. он участвовал в экспедиции в Агинскую степь, результатом которой были крупные ботанические сборы и написанная им работа «Растительный мир Агинской степи», опубликованная в 1910 г. В гербарии музея сборы Стукова насчитывают более 2000 листов (около 60 семейств). Некоторые семейства в гербарии представлены исключительно сборами Стукова. Есть растения, собранные им почти сто лет назад (1889 г.), и многие из них находятся в хорошей сохранности. Например, *Lysimachia davurica* Ledeb. и *Menyanthes trifoliata* L. или редкий реликтовый вид *Euonymus maackii* Rupr., лекарственный эндемик *Euphorbia pallasii* Turcz. и многие другие редкие и лекарственные растения.

Сборы краеведа В. И. Союзова в музейном гербарии относятся к 1914 г. и проводились им на р. Хилок. В 1921—1922 гг. Союзов работал с гербарными коллекциями музея. Исследовал флору Читинской обл. и Б. Д. Замошников. Его сборы датированы 1926 и 1931 гг. Занимая в музее должность заведующего отделом сельского хозяйства, он вел работу по изучению растительности долины рек Ингоды и Ундурги. Гербарий, собранный в Борзинском р-не Читинской обл., принадлежит Н. С. Иконникову. Агроном по образованию, член ЗОРГО, он проводил в 1914 г. свои сборы в окр. Чинданта. Прекрасно оформленный, правильно определенный гербарий Иконникова стал ценным пополнением музейного собрания.

Почетным коллектором гербария надо считать известного ученого, ботаника, лесовода, географа В. Н. Сукачева. В 1909—1910 гг. вместе с геоботаником Г. И. Поплавской он проводил ботанические сборы на севере Читинской обл. в бассейне р. Тунгир.

В музейный гербарий вошли сборы таких известных краеведов Забайкалья, как Ф. К. Каро, А. К. Кузнецова, П. С. Михно, Н. В. Благовещенского и других. Имеются в гербарии и ботанические сборы известного большевика, соратника В. И. Ленина Е. М. Ярославского (Губельмана), обладавшего замечательными способностями ученого-исследователя. Находясь в ссылке в Забайкалье в 1897—1902 гг., он изучал растительность и писал о флоре Забайкалья в Российскую Академию наук. Его ботанические собрания насчитывают более 500 гербарных листов.

Целенаправленная и активная исследовательская работа в музее началась с 1938 г., когда к заведованию отделом природы приступил Е. И. Павлов. Неутомимый исследователь, краевед, он более 30 лет отдал Читинскому областному музею. Вся деятельность этого ученого была направлена на создание в стенах музея наглядной картины природы края, собрание ценных научных коллекций и их непрерывное пополнение. При нем стали практиковаться экскурсии в природу, большие и малые экспедиции. В ботаническом отношении были исследованы гольцы Саранакан и Сангикан, Сохондо и Алханай, хребты Яблоновый и Кодар, озера Тасей, Кенон, Арахлей, Угдан, Арей. Сделаны ботанические сборы в Каларском, Агинском, Кыринском, Красночикойском и других районах Читинской обл.

Началась большая работа по приведению в порядок старых гербарных коллекций. Павлов работал в тесном контакте с Л. П. Сергиевской, главным хранителем Томского гербария им. П. Н. Крылова, вел с ней активную переписку, отправлял ей на определение неизвестные виды растений, пользовался ее консультациями по оформлению гербария. В целях изучения флоры Забайкалья Сергиевская часто приезжала в Читу, посещала музей, проверяла правильность определения гербарных коллекций, давала советы по созданию научного гербария, помогала в отборе коллекций для включения в музейный гербарий. В 1961 г. по ее приглашению Павлов ездил в Томск на конференцию, посвященную 75-летию Томского гербария. Возвратившись, он приступил к серьезной работе по созданию научного гербария музея. Вместе с другими сотрудниками Павлов провел огромную работу по систематизации коллекций.

В настоящее время гербарий включает сборы более 40 коллекторов, насчитывает около 6500 гербарных листов (свыше 100 семейств). Наиболее полно представлены семейства *Poaceae*, *Cyperaceae*, *Liliaceae*, *Salicaceae*, *Fabaceae*, *Asteraceae*. В музейном гербарии много редких, исчезающих, реликтовых и лекарственных растений.

Как вспомогательный фонд хранятся в музее коллекции Ботанического сада Юрьевского (ныне Тартуского) университета, а также эксикаты под названием «Herbarium florae Rossicae». Они включают сборы известных ботаников конца XIX—начала XX в. (Н. В. Цингер, Д. П. Сырейщиков, Д. И. Литвинов, П. Н. Крылов, В. Л. Комаров, И. П. Бородин и многие другие) и содержат представителей флоры многих уголков России и других стран.

В отчете Читинского отделения Приамурского отдела Русского географического общества за 1907—1908 гг. записано: «В 1908 году в ботаническое отделение Музея поступило: гербарий растений Северной России и Финляндии, полученный в обмен (жертвователь Стуков) от Ботанического сада Юрьевского университета в 256NN. Гербарий растений разных мест, полученный Музеем от Ботанического сада Юрьевского университета в 175NN» (с. 28).

Музейный гербарий ежегодно пополняется прошедшими определение коллекциями, которые собрали сотрудники музея, преподаватели вузов города, а также экземплярами, имеющимися в фондах старых коллекций. Так, в 1985 г. гербарий пополнился коллекцией мхов, собранных в Читинской обл. Михно и Стуковым в 1889—1904 гг. и определенных известным ботаником В. Ф. Бротерусом. Коллекция проверена Л. В. Бардуновым (Сибирский институт физиологии и биохимии растений СО АН СССР). В том же 1985 г. в фондах отдела природы были обнаружены гербарные коллекции известного врача-исследователя и краеведа Забайкалья и Дальнего Востока Кирилова. Коллекции оформлены в виде альбомов, включают около 300 гербарных листов, собраны им в разных местах и в разные годы. К самым ранним сборам надо отнести его коллекцию из Северной Монголии (1887 г.). Сборы Кирилова с Петровского Завода сделаны в 1888—1889 гг. Альбом с гербарными растениями под названием «Флора Бичурская» датирован 1892—1893 и 1895 гг. Определены растения в коллекциях Стуковым и Кириловым. После должного оформления и проверки определения растений коллекция Кирилова пополнит гербарий Читинского музея.

Результатом экскурсионной и экспедиционной работы в районах области в 1960—1970 гг. стали значительные сборы растений, сделанные Е. И. Павловым и Г. Ф. Антоновой, большая часть их вошла в музейный гербарий. Правильность определения этих растений была проверена Сергиевской. Небольшую, но интересную коллекцию, собранную в 1979—1981 гг. в различных районах области, передал музею старший преподаватель Читинского государственного педагогического института им. Н. Г. Чернышевского Ю. Т. Руденко.

Вошла в гербарий часть ботанических сборов 1977—1982 гг. сотрудника музея А. И. Смирновой. В основном это редкие, исчезающие и лекарственные виды: *Cheilanthes argentea* (S. G. Gmel.) G. Kunze, *Menispermum dauricum* L., *Diarthron linifolium* Turcz., *Glycyrrhiza uralensis* Fisch. и другие.

Постоянная работа с гербарием музея, пополнение его новыми сборами дали возможность начать составление каталога гербария. Наиболее важным и актуальным является вопрос о подготовке первой его части — каталога редких и исчезающих растений Восточного Забайкалья. В 1985 г. каталог был издан в Чите. В него вошли 107 видов растений, имеющихся в гербарии музея, карта-схема их распространения в области, цветные и черно-белые рисунки некоторых видов растений.

Кроме основного научного гербария, в фондах музея есть рабочий гербарий, используемый в экспозициях и выставках отдела природы. Более двухсот видов растений экспонируется в отделе природы музея. Это представители зон тайги, степи, лесостепи, влаголюбивые и водные растения. Вызвали большой интерес у посетителей музея выставки: «Редкие и исчезающие растения Забайкалья», «Лекарственные растения», «Ядовитые растения», «Ботанические сборы видных ученых ботаников» (из «Herbarium Florae Rossicae»), организованные в разные годы.

Научными сотрудниками музея разработаны и читаются лекции: «Флора Читинской области», «Экология растений», «Редкие растения Читинской области». Они выступают с сообщениями о флоре Забайкалья на пленумах, конференциях, слетах, посвященных природным ресурсам Читинской обл. и их охране.

ЛИТЕРАТУРА

Обзор деятельности Забайкальского отдела Русского географического общества и Краевого музея им. А. К. Кузнецова за тридцать лет. 1894—1924. Чита, 1924, с. 30. — *Отчет* о деятельности Читинского отделения Приамурского отдела Русского географического общества за 1895 г. Чита, 1896, с. 49. — *Отчет* о состоянии музея и библиотеки за 1897—1905 гг. Чита, 1906. — *Отчет* Читинского отделения Приамурского отдела Русского географического общества за 1907—1908 гг. Чита, 1909, с. 28. — *Петряев Е. Д.* Краеведы и литераторы Забайкалья. Чита: Вост.-Сиб. кн. изд-во, 1981, с. 67, 99. — *Петряев Е. Д.* Н. В. Кирилов — исследователь Забайкалья и Дальнего Востока. Чит. кн. изд-во, 1960, с. 30—35. — *Сибирская* Советская энциклопедия. Т. 1. Сиб. краев. изд-во, 1929, с. 755. — *Скворцов А. К.* Гербарий. Пособие по методике и технике. М., 1977, с. 29—34, 40, 51. — *Советский* энциклопедический словарь. М., 1980, с. 1297.

Читинский областной краеведческий музей.

Получено 5 V 1985.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.998

Р. В. Камелин, И. У. Тагаев

ОБЗОР ВИДОВ РОДА *SCORZONERA* (*ASTERACEAE*)

R. V. KAMELIN, I. U. TAGAEV. A REVIEW OF SPECIES OF THE GENUS *SCORZONERA* (*ASTERACEAE*)

Излагается обзор видов рода *Scorzonera*, включающий 188 таксонов, в мировом масштабе.

Род *Scorzonera* L. принадлежит к числу достаточно обильных видами родов трибы *Lactuceae* Cass. (=*Cichorieae* Spreng.) сем. *Asteraceae* Dumort. Это естественная триба, нередко без достаточных оснований выделяемая в самостоятельное подсемейство, с трудом и по малозначимым признакам делится на ряд подтриб. При этом род *Scorzonera* с группой родственных родов составляет подтрибу *Scorzonerinae* Dumort. Правда, все признаки, входящие в диагноз подтрибы, например голое или слабоопушенное цветоложе, признаки паппуса, эхинолофатная пыльца, равно как и более существенные признаки строения тычинок с их слаборазвитым антероподием и почти не выраженными придатками, характер рыльцевой поверхности, морфология хромосом встречаются довольно часто и в подтрибах *Hypochaerinae* Less. и *Lactucinae* Less. Тем не менее группа родства рода *Scorzonera* довольно определенна и включает следующие роды сложноцветных:

1 (4) Обертки двурядные.
2 (3). Многолетники или двулетники. Семянки вертикальные, с узкой площадкой прикрепления, без крыльев или мозолистого ободка в месте прикрепления паппуса — *Scorzonera* L. (более 180 видов, Евразия, Северная Африка).
3а. Однолетники. Семянки вертикальные, с узкой площадкой прикрепления и мозолистым ободком в месте прикрепления паппуса — *Epilasia* (Bunge) Benth. (4 вида, Ирано-Туран).
3б. Однолетник. Семянки вертикальные, с узкой площадкой прикрепления и развитыми боковыми крыльями — *Pterachaenia* (Benth.) Lipsch. (1 вид, Афганистан—Белуджистан—Северо-Западные Гималаи).
3в. Однолетник. Семянки горизонтальные, с широкой площадкой прикрепления и паппусом, занимающим всю верхнюю половину поверхности семянки — *Tourneuxia* Cass. (1 вид, Северная Африка).
4 (1). Обертки однорядные.
5 (6). Многолетники. Листочки обертки туповатые. Семянки без ясного носика. — *Pentachlamys* DC. ex R. Kam. et Tagaev (1 вид, Гималаи).
6а. Многолетники, двулетники и однолетники. Листочки обертки острые, сомкнутые. Цветоложе гладкое. Семянки с носиком. Паппус однородный, перистый — *Tragopogon* L. (около 130 видов, Евразия, Северная Африка).
6б. Однолетник. Листочки обертки острые, несомкнутые. Цветоложе ячеистое. Семянки с носиком. Паппус внутренних семянок перистый, наружных — из 5 шероховатых щетинок. — *Geropogon* L. (1 вид, от Макронезии до Ирана).

Систематика рода *Scorzonera* весьма непроста из-за значительного числа видов и ограниченного набора привлекаемых для классификации признаков. Виды

рода *Scorzonera* довольно просто устроены, многие из них похожи друг на друга вследствие одинаковых адаптивных приспособлений к одним и тем же факторам среды. Основы систематики рода были заложены A. De Candolle (1838), который впервые дал полный обзор всех известных тогда видов родов *Scorzonera* и *Podospermum* DC. Эти роды он считал самостоятельными. De Candolle были известны 76 видов этих родов.

В приведенном ниже обзоре мы считаем, что в состав рода входят 188 видов, некоторая часть которых не была проверена нами по гербарным образцам, и поэтому, возможно, при критическом исследовании будет синонимизирована с ранее описанными (*S. violacea* Chamberl., *S. eximia* Rech. fil. и др.).

В целом система рода основывается на системе Э. Буасье—С. Ю. Липшица, т. е. в ней отрицается самостоятельность рода *Podospermum*, а секционное подразделение рода основывается на признаках жизненной формы, формы и опушения семянок, строения паппуса. Некоторые важнейшие нововведения в системе — выделение 3 новых секций, восстановление в несколько ином объеме секции *Gelasia*, а также восстановление приоритетного названия для секции *Tuberosae* с некоторым изменением ее объема.

Следует особо отметить еще одно обстоятельство. Мы принимаем в системе разделение рода на два подрода, как это предложено Липшицем, однако с полным сознанием того, что в подроде *Podospermum* нами объединяются виды секций, друг с другом связанные лишь отдаленной во времени общностью предкового типа, а для видов секций *Pseudopodospermum* и *Incisae*, возможно, и совершенно не родственные с *Podospermum*. Кроме того, мы считаем необходимым обратить внимание и на значительную обособленность в системе рода секции *Piptopogon* (для которой существует и законное родовое название *Achyroseris* Sch.-Bip., основанное, правда, лишь на одном виде секции и на неточном морфологическом диагнозе).

Обзор системы столь многообразного рода, занимающего значительный ареал, позволяет нам лишь в общих чертах охарактеризовать и особенности географии его видов и естественных групп.

Род *Scorzonera* является старосветским, бореально-древнесредиземноморским. Виды его распространены от Марокко и Португалии до берегов Тихого океана. Северная граница рода образуется границей распространения замечательного вида *S. ruprechtiana* из степной и лесостепной секции *Fibrillosae*. Этот вид на Северном Урале распространен до 62, а в бассейне р. Мезени — даже почти до 65° с. ш., знаменуя важную ксеротермическую фазу развития растительного покрова Предуралья в постплейстоцене. Южную границу рода образуют границы распространения *Scorzonera undulata* в предсахарских районах Марокко и *S. juncea* (*S. musili*) в Аравии (Нефуд). Она нигде не достигает 25° с. ш.

Если разделить территорию распространения рода на 3 крупные части: западноевропейско-средиземноморскую до Юго-Западной Анатолии, Ливана, Сирии, Палестины; причерноморско-кавказско-переднеазиатскую — до Каспия, а по горам юга до Бадхыза и Центрального Ирана, и средне-центрально-восточноазиатскую (до Тихого океана), то, анализируя распространение видов рода, по ним, мы получим следующие цифры. В собственно Средиземноморском регионе с прилегающей Европой растут 55 видов рода из 16 секций, причем 41 вид и 2 секции эндемичны. В Переднеазиатском регионе растут 91—92 вида рода из 20 секций, причем 76 видов и 4 секции эндемичны, и наконец, в Восточном регионе растут 61 вид рода из 17 секций, причем 51 вид и 3 секции эндемичны. Цифры эти свидетельствуют об особом значении Передней Азии для видообразования в роде. При этом основное богатство видов связано здесь с Армено-Иранской провинцией (Тахтаджян, 1978), даже если мы отделим от нее Центрально-Иранскую (или Кохрудскую) и Хорасанскую подпровинции, характеризующиеся, кстати, значительно более бедным набором видов рода. В Армено-Иранской провинции, и прежде всего в Курдо-Загросской, Атропатенской и Южноиранской (Фарсийской) подпровинциях, сосредоточено не менее 60 видов рода (и более 35 эндемиков). Резким контрастом к этой территории по числу видов выглядят все соседние провинции. Так, в Центральноанатолийской — всего 12 видов рода (3 эндемика). В Гирканской — 9 видов (1 эндемик), в Центральноиранской — 13 видов (2 эндемика), в Копетдаг-Хорасанской — 11 видов (2 эндемика).

Очень бедны видами рода пустынные провинции — Месопотамская (6 видов, 3 эндемика), Туранская (10 видов, 3 эндемика).

В Средиземноморье виды рода распределяются так. В западной части (до Италии и Туниса) — 18 видов рода (17 из них эндемичны, эндемична и 1 секция — *Fistulosae*), в восточной части — 29 видов рода, из которых 21 эндемик, в том числе 3 вида эндемичной секции *Trachyactis*. В субсредиземноморскую и умеренную Европу заходят на западе лишь 9 видов (2 из них — эндемики Балкан).

В восточной части ареала рода на территории, во много раз превышающей Переднюю Азию, основная часть видов сосредоточена в Горносреднеазиатской (Туркестанской, Афгано-Туркестанской) провинции, где растут 22 вида (13 из них эндемичны, 6 представлены наряду с типовыми эндемичными подвидами и есть эндемичная секция *Egregiae*). Менее разнообразен набор видов в Пуштунской (Южноафганской) провинции — 13 видов, 4 из них эндемичны, а также в Белуджистанской провинции — 9 видов, 2 эндемика. Столь же бедна по числу видов и Джунгаро-Тяньшане-Алайская провинция — 9 видов, 2 эндемика. В Пригималайских странах (Восточный Афганистан: Нуристан, Читраль, Гильгит, Сват и Хунза-Гималаи, Кашмир) растут 8 видов (4 из них эндемики).

В Центральной Азии растут лишь 6 видов рода, но 3 из них эндемики, причем один — *S. capito* — весьма обособлен в секции, а вид *S. mongolica* из субэндемичной для Центральной и Восточной Азии секции лишь едва заходит в Джунгаро-Тяньшане-Алайскую провинцию, 6 видов рода растут в Восточной Сибири, где есть и один эндемик. В северо-восточной части Восточноазиатской области встречаются 4 вида, 2 из них эндемичны, а два общи с Монголо-Даурией и Сибирью.

В восточной части степей от Заволжья до Центральной Сибири и Монголии существует довольно однообразный набор видов, один из которых эндемичен для Восточного Казахстана, большая же часть обща с европейскими степями.

На фоне относительной бедности бореальных флор выделяется более богатый набор видов рода в Кавказской провинции (без Малого Кавказа). Здесь растут 15 видов рода, 3 из которых — эндемики. Это и понятно в связи с близостью основного центра видообразования рода.

Значительный и разнообразный эндемизм во всех трех частях ареала рода будет еще более наглядным, если мы подчеркнем, что в переднеазиатской части ареала, кроме эндемичных секций *Infrarosulares*, *Subaphyllae*, *Dimorphopapposa* и *Nervosae* (15 эндемичных видов!), сосредоточена бóльшая часть видов секций *Podospermum*, *Pseudopodospermum*, *Incisae* и половина видов секций *Pulvinares* и *Foliosae*. В то же время в восточной части ареала, кроме эндемичных секций *Polyclada*, *Egregiae* и *Mongolicae*, представлена бóльшая часть видов секций *Intricatae*, *Turkestanicae*, *Piptoponog*, *Fibrillosae*, *Papposae*, половина видов секции *Lasiospora*, но лишь едва представлены секции *Pulvinares*, *Foliosae*, *Pseudopodospermum* и *Podospermum*. Все это — свидетельства давнего обособления различных частей ареала рода и общей его древности. Доказательством значительной древности рода является и замечательное распространение видов секции *Piptopogon*, бóльшая часть которых — эндемики Средней Азии, один вид — дауро-монголо-маньчжурский, а один вид — западно-средиземноморский. Ничего близкого к видам этой секции нет в основном центре современного видообразования рода! Важно и то обстоятельство, что все полукустарниковые виды рода сосредоточены в Средней Азии, пригималайских странах и в пустынях Центральной Азии.

Таким образом, следует предполагать, что все три современных центра видообразования рода — собственно средиземноморский, переднеазиатский и среднеазиатско-пригималайский — развивались в течение длительного времени достаточно независимо друг от друга. Возраст рода *Scorzonera* поэтому сравним с возрастом основного ядра флоры древнего Средиземья в целом.

В монументальной «Flora Orientalis» E. Boissier дал вторую систему рода, базировавшуюся на изучении 67 видов из основной части ареала рода (Boissier, 1875). Более чем полвека спустя появилась и современная монография рода Липшица (1935, 1939). Она осталась незавершенной, но из известных автору примерно 160 видов в ней были описаны 120. Замечательная по полноте материала, научной добросовестности и эрудиции автора эта монография до сих

пор служит единственным источником для познания рода в целом. Конечно, ее основательно пополнили крупнейшие флористические сводки последних лет, где этот род обработали сам Липшиц (1964), D. Chamberlain (1975), A. Chater (1976), K. Rechinger (1977), однако все они использовали монографию Липшица и приняли его систему.

Наличие столь важных сводок позволило нам при критическом пересмотре видов рода, встречающихся в Средней Азии и Казахстане, попытаться представить себе систему рода в полном объеме. Способствовало этому и наличие в гербарии БИН АН СССР большого собрания аутентиков видов рода. Результаты нашей работы в самой краткой форме представлены ниже. К сожалению, мы вынуждены были опустить не только цитаты первоописаний видов, но и значительную часть синонимов, приведенных впрочем в монографии Липшица.

Scorzonera L. 1753 Sp. Pl. : 790

Typus: *S. humilis* L.

Subgenus *Scorzonera*. Листья простые. Листочки обертки всегда без рожковидных придатков. Семянки без ножки (и обычно без расширенного основания).

Typus: *S. humilis* L.

I. Sect. *Polyclada* DC. Полукустарники, нередко с высокоодревесневающими побегами. Корзинки малоцветковые и с небольшим числом листочков обертки. Семянки голые, гладкие. Паппус желтоватый, перистый.

Lectotypus: *S. divaricata* Turcz.

1. *S. divaricata* Turcz. Центр.-Азиат. — монголо-маньчжурский.
2. *S. pseudodivaricata* Lipsh. Зап. Центр.-Азиат. (Вост. Тяньшань — Кашгария, Гоби).
3. *S. virgata* DC. Пригималайско-гималайский (Ю. Вахан—Читраль—Нуристан—Сев.-Зап. Гималаи).
4. *S. acanthoclada* Franch. (*S. kuhistanica* M. Pop., *S. lindbergii* Rech. fil.). Среднеазиатский (Памиро-Алай—Вост. Алай—Бадахшан, в том числе Афганский).

II. Sect. *Pusillae* Lipsch. Многолетник с клубнем. Листья с крючковидно загнутой верхушкой. Корзинки относительно малоцветковые и с небольшим числом листочков обертки. Семянки голые, гладкие. Паппус желтоватый, перистый.

Typus: *S. pusilla* Pall.

5. *S. pusilla* Pall. (? *S. popovii* Lipsch.). От нижней Волги и Центр. Ирана до Джунгарии, Читраля и Белуджистана.

III. Sect. *Infrarosulares* (Hand.-Mazz.) Lipsch. Дернистые подушковидные многолетники с каудексом и внерозеточными побегами. Корзинки мелкие. Семянки голые, гладкие. Паппус оранжеватый, перистый.

Typus: *S. acantholimon* Hand.-Mazz.

6. *S. acantholimon* Hand.-Mazz. Вост. и Ю. Анатолия.
7. *S. rupicola* Hausskn. ex Bornm. Зап. Иран (окр. Султанабада).

IV. Sect. *Egregiae* (Kult.) Lipsch. Дернистые многолетники с мощным каудексом. Корзинки средней величины. Семянки опушенные. Паппус белый, перистый.

Typus: *S. tau-saghyz* Lipsch. et Bosse.

8. *S. tau-saghyz* Lipsch. et Bosse. Среднеазиатский (Зап. Тяньшань—Памироалай).

   Subsp. *tau.-saghyz*, subsp. *karataviensis* (Kult.) R. Kam. (incl. subp. rindak. (Ovcz.) R. Kam.), subsp. *mariae* (Kult.) Tagaev, subsp. *uzbekistanica* (Czevr. et Bond.) Tagaev.

9. *S. vavilovii* Kult. Среднеазиатский (Сев.-Зап. Каратау).

V. Sect. *Intricatae* (Boiss.) Lipsch. Многолетники с каудексом и многочисленными сильноветвистыми безрозеточными побегами, в основании древеснеющими. Корзинки малоцветковые и с небольшим числом листочков обертки. Семянки голые, гладкие или слегка зазубренные по ребрам. Паппус беловатый, перистый.

Lectotypus: *S. intricata* Boiss.

10. *S. intricata* Boiss. Иран (Луристан—Фарс—Центр.: в районе Исфагана-Йезда).
11. *S. juncea* Hochst. (*S. musili* Velen.). Аравия.
12. *S. tortuosissima* Boiss. Центр. и Вост. Иран — Ю.-Зап. и Ю.-Вост. Афганистан—Белуджистан.
13. *S. microcalathia* (Rech. fil.) Rech. fil. Вост. Хорасан (между Мешхедом и Торбете-Хейдерие).
14. *S. polyclada* Rech. fil. et Koie. Афганистан (горы г. о. Центр. Гиндукуша, но и Юго-Восток).
15. *S. koelpinioides* Rech. fil. Белуджистан.
16. *S. longipapposa* Rech. fil. Ю.-Вост. Афганистан (район Хоста).
17. *S. hondae* Kitam. Каракорум (Зап. от Гильгита до Номала).
18. *S. alba* R. R. Stew. Сев.-Зап. Гималаи (до Кашмира и Ладака).

VI. Sect. *Subaphyllae* R. Kam. et Tagaev. Многолетники с вертикальным корнем. Стебли многочисленные, в основании слегка древеснеющие, с шерстистым войлоком под остающимися основаниями черешков листьев. Листья на стеблях немногочисленные, мелкие. Корзинки немногоцветковые. Семянки шерстисто опушенные. Паппус рыжеватый, перистый.

Typus: *S. ramosissima* DC.

19. *S. ramosissima* DC. Зап. и Центр. Иран—Ирак (Курдистан).
20. *S. subaphylla* Boiss. Ю.-Зап. Иран.
21. *S. aucheriana* DC. Вост. Анатолия.

VII. Sect. *Turkestanicae* (Lipsch.) Lipsch. Многолетники стержнекорневые, побеги полурозеточные. Листья от линейных до острояйцевидно-эллиптических. Корзинки от средних до крупных (3.5 см), в соцветиях разной формы (до кистевидных). Цветки желтые (лимонно-желтые) или оранжевые, иногда в сушке краснеющие. Семянки голые. Паппус грязно-белый или желтоватый, перистый.

Typus: *S. turkestanica* Franch.

22. *S. turkestanica* Franch. Зап. Тяньшань.
23. *S. nuristanica* Kitam. Вост. Афганистан (Нуристан) — Читраль.
24. *S. racemosa* Franch. (*S. iliensis* Krasch.). Сев. Тяньшань (долина р. Или) — Зап. Тяньшань (спорадически до Ферганского хребта).
25. *S. transiliensis* M. Pop. Сев. Тяньшань.
26. *S. franchetii* Lipsch. Среднеазиатский (Сырдарьинский Каратау).
27. *S. renzii* Rech. fil. Сев.-Зап. Иран.

VIII. Sect. *Fistulosae* Tagaev. Дернистая многолетняя трава с ветвистым каудексом. Стебли и листья дудчатые. Семянки по ребрам морщинистые, голые. Паппус белый.

Typus: *S. fistulosa* Brot.

28. *S. fistulosa* Brot. Центр. и Ю. Португалия—Ю.-Зап. Испания.

IX. Sect. *Mongolicae* (Lipsch.) Tagaev. Многолетники с вертикальным корнем, побеги с сохраняющимися влагалищами прикорневых листьев. Листья жесткие, ланцетные. Корзинки узкоцилиндрические, немногоцветковые. Цветки бледно-желтые, при высушивании краснеющие. Семянки опушенные (ч. с. по ребрам). Паппус белый, перистый.

Typus: *S. mongolica* Maxim.

29. *S. mongolica* Maxim. Тяньшань (долина р. Или)—Кашгария—Монголия—Ордос.
30. *S. fengtiensis* Nakai Маньчжурия—Сев. Китай.

X. Sect. *Parviflorae* Lipsch. Многолетник с ветвистым корневищем, побеги в основании без сохраняющихся влагалищ прикорневых листьев, розеточные, полые. Корзинки цилиндрические, малоцветковые. Цветки бледно-желтые. Семянки голые. Паппус белый, перистый.

Typus: *S. parviflora* Jacq.

31. *S. parviflora* Jacq. (*S. caricifolia* Pall., *S. halophila* Fisch. et Mey.). Евросибирско-субсредиземноморский (от Испании, Франции и Чехословакии до Джунгарии, Вост. Анатолии и Афганистана).

XI. Sect. *Piptopogon* C. A. Mey. ex Turcz. (sect. *Macrospermae* Nakai). Многолет-

ники стержнекорневые, обычно с многочисленными прикорневыми линейными или ланцетно-линейными листьями. Корзинки крупные, в сложном соцветии. Обертки многорядные. Цветки бледно-желтые или красновато-сиреневые. Семянки со слабоотграниченным носиком, ребристые, голые, гладкие. Паппус желтоватый, перистый.

Typus: *S. macrosperma* Turcz. ex DC.

32. *S. albicaulis* Bunge (=*S. macrosperma* Turcz. ex DC.). Монголо-Даурия—Маньчжурия—Дальний Восток, п-ов Корея, Сев. Китай.
33. *S. bracteosa* C. Winkl. (=*S. inula* Lipsch.). Среднеазиатский (Зап. Гиссар—Гиссаро-Дарваз).
34. *S. alaica* Lipsch. Среднеазиатский (Алай).
35. *S. albertoregelia* C. Winkl. Среднеазиатский (Каратегин).
36. *S. crassicaulis* Rech. fil. Центр. Афганистан (южные склоны Гиндукуша).
37. *S. petrovii* Lipsch. Среднеазиатский (Сырдарьинский Каратау, Машат).
38. *S. tragopogonoides* Regel et Schmalh. (*S. glabra* C. Winkl., *S. korshinskyi* Lipsch.). Среднеазиатский (Зап. Тяньшань—Памироалай, северные склоны Гиндукуша).

    Subsp. *tragopogonoides*, subsp. *baldshuanica* (Lipsch.) Tagaev (=*S. baldshuanica* Lipsch.).
39. *S. graminifolia* L. (=*S. pinifolia* L. ex Willd., *S. macrocephala* DC.). Зап. Средиземноморье (Португалия, Испания, Марокко).

XII. Sect. *Pulvinares* (Boiss.) Lipsch. (sect. *Angustifoliae* Kuthath.). Дернистые многолетники с разветвленным каудексом, розеточными или полурозеточными побегами. Листья линейные или ланцетные. Цветоносы стрелковидные, с уменьшенными листьями и обычно однокорзинчатые (редко — с немногочисленными ветвями с одной корзинкой). Корзинки мелкие, с колокольчатой оберткой. Цветки бледно-желтые, в сушке краснеющие. Семянки голые (очень редко — опушенные), гладкие или в одном случае чешуйчато-мелкозубчатые. Паппус темноокрашенный, обычно красноватый, редко — грязно-белый, перистый.

Typus: *S. pygmaea* Sibth. et Smith.

40. *S. pygmaea* Sibth. et Smith. Вост. Средиземноморье (Зап. Анатолия).
41. *S. nutans* Czeczott. Сев. Анатолия.
42. *S. sericea* Auch. Вост. и Ю. Анатолия.
43. *S. macmeliana* Boiss. Ливан.
44. *S. filifolia* Boiss. (*S. rubriseta* Lipsky, *S. lipskyi* Lipsch.). Дагестан.
45. *S. seidlitzii* Boiss. Сев.-Вост. Анатолия—Ю. Закавказье—?Гилян.
46. *S. charadzeae* Papava. Закавказье.
47. *S. rigida* Auch. ex DC. (=*S. multiceps* Freyn). Ю. и Вост. Анатолия—Ю. Закавказье.
48. *S. codringtonii* Rech. fil. (=*S. fusca* Kitam., *S. koeieana* Rech. fil.). Афганистан (Гиндукуш)—Пакистан (Гильгит).
49. *S. lasiocarpa* Chamberl. Ю. Анатолия.
50. *S. isophylla* Post. Ливан (горы Джебель Барсук).
51. *S. caespitosa* Pomel (*S. pseudopygmaea* Lipsch.). Зап. Средиземноморье (Марокко).
52. *S. koslowskyi* Sosn. ex Grossh. Ю. Закавказье (Джавахетия).
53. *S. amasiana* Hausskn. et Bornm. Ю. Анатолия.

XIII. Sect. *Nervosae* Lipsch. Высокие (редко — низкие) травы с утолщенным корнем, обычно многостебельные. Стебли облиственные. Листья крупные, обычно густо опушенные, с многочисленными хорошо заметными жилками. Корзинки средних размеров до крупных, обычно в сложных соцветиях. Семянки опушенные или голые. Паппус желтоватый, перистый.

Typus: *S. latifolia* (Fisch. et Mey.) DC.

54. *S. latifolia* (Fisch. et Mey.) DC. (*S. paniculata* Boiss.). Вост. Анатолия—Ирак—Закавказье—Зап. Иран.
55. *S. pulchra* Lomak. Ю. Закавказье (Карабах).
56. *S. dzhawakhetica* Sosn. ex Grossh. (*S. sosnowskyi* Lipsch.). Ю. Закавказье (Джавахетия)—Сев.-Вост. Анатолия.
57. *S. veratrifolia* Fenzl (*S. bella* Lipsch.). Вост. Анатолия—Ирак (Курдистан).

58. *S. ketzkhowelii* Sosn. ex Grossh. Ю. Закавказье (Джавахетия).
59. *S. woronowii* Krasch. Сев.-Вост. Анатолия.
60. *S. mirabilis* Lipsch. Ю.-Вост. Анатолия.
61. *S. safievii* Grossh. Ю. Закавказье (Даралагез).
62. *S. ispahanica* Boiss. Зап. Иран (Загрос—Луристан).
63. *S. xylobasis* Rech. fil. Центр. Иран.
64. *S. wendelboi* Rech. fil. Центр. Иран.
65. *S. cinerea* Boiss. Внутренняя и Ю.-Вост. Анатолия—Закавказье—Гилян—Мазандеран—Сев. Иран.
66. *S. cilicica* Boiss. Ю.-Вост. Анатолия.
67. *S. persica* Boiss. et Buhse. Сев. Иран (р-н Казвина).
68. *S. argyraea* Boiss. Турция (Кария).

XIV. Sect. *Vierhapperia* Lipsch. Высокие или средней величины травы с вертикальным корнем, обычно многостебельные. Стебли облиственные. Листья некрупные, обычно густо опушенные, с немногочисленными, обычно плохо заметными жилками, линейные или линейно-ланцетные, острые. Корзинки средней величины или мелкие, обычно многочисленные. Семянки опушенные. Паппус обычно темноокрашенный (красноватый или рыжевато-коричневый), перистый.

Lectotypus: *S. lassitica* Vierh.

69. *S. hirsuta* L. Зап. Средиземноморье (от Сев. Испании и Франции до Италии).
70. *S. ensifolia* Bieb. Понтический (Ю. Причерноморье—Заволжье до Иртыша).
71. *S. biebersteinii* Lipsch. Кавказ—Закавказье—Сев.-Зап. Иран.
72. *S. cretica* Willd. Крит—острова Эгейского моря.
73. *S. lassitica* Vierh. Крит.
74. *S. villosiformis* (Fiori et Bég.) Vierh. Ю. Италия.
75. *S. doriae* Degen et Bald. Ю.-Зап. Югославия—Албания—Сев.-Зап. Греция.
76. *S. albicans* Coss. Ю. Испания.
77. *S. kotschyi* Boiss. Сирия и Ю. и Вост. Анатолия—Ирак—? Сев. Иран.
78. *S. eriophora* DC. (=*S. lanigera* Fisch. et Mey.). Центр., Ю. и Ю.-Вост. Анатолия.

XV. Sect. *Gelasia* (Cass.) Less. Высокие травы с вертикальным корнем, в основании побегов с остатками влагалищ прикорневых листьев и нередко с войлочком. Листья различной формы. Корзинки средней величины, в разветвленном соцветии или в числе 1—2. Семянки голые, гладкие или щетинисто-зубчатые. Паппус окрашенный, зазубренно-щетиновидный (не перистый). Typus: *S. villosa* Scop.

79. *S. villosa* Scop. (*S. dalmatica* Host). Италия—Балканы.
80. *S. columnae* Juss. Италия (зап. и южн.).
81. *S. callosa* Moris. Сардиния.
82. *S. tomentosa* L. (*S. ancyritana* DC.). Внутренняя и Сев. Вост. Анатолия.
83. *S. sintenisii* Freyn (*S. pseudotomentosa* Lipsch.). Сев.-Вост. Анатолия.

XVI. Sect. *Scorzonera* (sect. *Radiatae* Nakai). Многолетники с одноглавым вертикальным корнем, реже с едва ветвящимся каудексом, побеги розеточные, в основании с остающимися влагалищами листьев и войлочком. Листья линейные. Корзинки одиночные, средней величины (до крупных с обертками до 30—35 мм). Цветки желтые, слегка краснеющие. Семянки голые, гладкие. Паппус белый, перистый.

Typus: *S. humilis* L.

84. *S. humilis* L. (=*S. candollei* Vis.). Зап., Центр. и Вост. Европа (до Прибалтики и Предкавказья).
Subsp. *humilis*, subsp. *tenuifolia* (Schrad.) Arcang.
85. *S. radiata* Fisch. ex Ledeb. Ю. Алтай—Тарбагатай—горы Ю. Сибири—Монголия—Вост. Сибирь—Приморье.
86. *S. rebuensis* Tatew. et Kitam. ex Kitam. Дальний Восток (Сахалин—Приморье)—Маньчжурия.

XVII. Sect. *Fibrillosae* Nakai. Многолетники с ветвящимся каудексом и розеточными побегами со щетинисто-волокнистыми остатками отмерших листьев в основании. Стебли слабо ветвящиеся, почти безлистные. Корзинки сред-

ней величины. Семянки голые или опушенные (реже), гладкие. Паппус белый, перистый.

T y p u s: *S. ruprechtiana* Lipsch. et Krasch. (=*S. glabra* Rupr.).

87. *S. ruprechtiana* Lipsch. Сев. европ. части СССР (Пинега, Мезень, Тиман)—Урал—? Вост. Сибирь.

88. *S. austriaca* Willd. (=*S. pratorum* (Krasch.) Stank.). От Центр. Франции по степям Евразии до Вост. Сибири.

89. *S. bupleurifolia* Pouzolz. Ю. Франция—? Италия.

90. *S. crispa* Bieb. Крым (близкие формы—Балканы). Практически идентичная форма — Центр. Казахстан.

91. *S. dianthoides* (Lipsch. et Krasch.) Lipsch. Казахский мелкосопочник — Ю. Алтай.

92. *S. curvata* (Popl.) Lipsch. Бурятия—Даурия—Сев. и Вост. Монголия — ?Маньчжурия.

93. *S. sinensis* Lipsch. et Krasch. Сев. Китай.

94. *S. grubovii* Lipsch. Джунгария.

95. *S. ikonnikovii* Lipsch. et Krasch. (=*S. manshurica* Nakai). Монголо-Даурия—Зап. Монголия—Маньчжурия.

96. *S. subacaulis* Lispch. Сев. Тянь-шань.

XVIII. Sect. *Foliosae* (Boiss.) Lipsch. (=gen. *Fleischeria* Hosbst. et Steud.). Многолетники с продолговатым клубневидным корнем, обычно многоглавым, с облиственными стеблями. Листья обычно узкие. Цветки желтые. Семянки голые, большей частью морщинисто-бугорчатые, чешуйчатые. Паппус белый, перистый (или полуперистый).

T y p u s: *S. stricta* Hornem.

97. *S. hispanica* L. (=*S. strictiformis* Domin). От Испании и Португалии через Центр. и Ю. Европу до Европейской Турции и Причерноморья.

98. *S. stricta* Hornem. Крым—Предкавказье—Ю. Предуралье.

99. *S. pubescens* DC. Понтическо(?)-казахстанско-южносибирско-горносредне-азиатский (до Памира).

Subsp. *pubescens*, subsp. *gracilis* (Lipsch.) Tagaev.

100. *S. transtagana* (Welw.) Coutinho. Ю. Португалия—Ю.-Зап. Испания.

101. *S. baetica* (Boiss.) Boiss. Ю.-Зап. Португалия—Ю. Испания—Марокко.

102. *S. aristata* Ram. ex DC. Пиренеи—Ю. Альпы—Италия.

103. *S. acuminata* Boiss. Центр. Анатолия.

104. *S. crocifolia* Sibth. et Smith. Центр. и Ю. Греция—Эгейские острова.

105. *S. serpentinica* Rech. fil. Эубоеа.

106. *S. scyria* M. Jusst. et Snoger. Сев. Эгейские острова (Скирос).

107. *S. elata* Boiss. Сев.-Зап. и Зап. Анатолия—острова Эгейского моря—Внутренняя Анатолия.

108. *S. daviesii* Lipsch. Ю.-Вост. Анатолия.

109. *S. inconspicua* Lipsch. ex Pavl. (S. chantavica Pavl.). Горносреднеазиатский.

110. *S. nivalis* Boiss. et Hohen. Иран (Курдистан).

111. *S. tenax* Rech. fil. Ирак (Курдистан). Положение вида в системе неясно; возможно, что этот вид представляет тип особой подсекции.

XIX. Sect. *Papposae* Lipsch. et Krasch. (sect. *Hissaricae* (Lipsch.) Lipsch.). Многолетники с клубнем. Стебли облиственные. Листья обычно широкие, с ясными жилками. Цветки желтые, иногда краснеющие в сушке или лиловые. Семянки голые, шероховато-бугорчатые. Паппус белый, грязно-белый, редко — темный.

T y p u s: *S. papposa* DC.

112. *S. papposa* DC. (*S. kurdica* Boiss.). Сирия—Ливан—Кипр—Палестина—Сев. Аравия—Курдистан—Зап. и Ю. Иран.

113. *S. inaeqiscapa* Boiss. Вост. Анатолия (Армения).

114. *S. paradoxa* Fisch. et Mey. (*S. picridioides* Boiss.). Закавказье (Нахичевань, Даралагез)—Иран (от Сев.-Зап. до Хорасана), Ю.-Зап. Афганистан, Белуджистан.

115. *S. ovata* Trautv. Копетдаг (Зап., Центр. и Вост.)—Бадхыз—Ср. Азия (Фергана).

Subsp. *ovata*, subsp. *crassifolia* (Krasch. et Lipsch.) Tagaev.

116. *S. ferganica* Krasch. Среднеазиатский (Фергана, Придарвазье, Бадахшан—Сев.-Вост. Афганистан?).
117. *S. tadshikorum* Krasch. et Lipsch. Дарваз—?Вост. Афганистан, Читраль.
118. *S. crispatula* (Boiss.) Boiss. Испания —Ю. Франция. Достоверно неизвестно, есть ли у этого вида клубень.
119. *S. hissarica* C. Winkl. Памиро-Алай (Кухистан, Зап. Гиссар, Гиссаро-Дарваз). По-видимому, должен выделяться в особую подсекцию *Hissaricae* Lipsch.
120. *S. capito* Maxim. Монголия (Гобийский Алтай—Вост. и Ю. Гоби)—Сев. Китай (Алашань).

XX. Sect. *Dimorphopapposa* Lipsch. Многолетники с клубнем. Стебли почти стрелковидные. Листья узкие. Цветки желтые, краснеющие снаружи. Семянки голые, наружные — по краю шероховатые, внутренние — голые. Паппус диморфный — у наружных перистый, у внутренних — шероховато-щетинистый, светлый.

Typus: *S. limnophila* Boiss.

121. *S. limnophila* Boiss. Иран (Луристан—Фарс).
122. *S. helodes* Rech. fil. Иран (Луристан).

XXI. Sect. *Trachyactis* Rech. fil. Многолетники с клубнем. Стебли облиственные. Листья линейные. Корзинки одиночные или по одной на ветвях стебля. Цветки желтые. Семянки густо опушенные. Паппус желтоватый или коричневый, шероховато-бугорчатый (неперистый).

Typus: *S. eximia* Rech. fil.

123. *S. araneosa* Sibth. et Smith. Кипр.
124. *S. eximia* Rech. fil. Острова Эгейского моря (Циклады).
125. *S. dependens* Rech. fil. Крит.

XXII. Sect. *Lasiospora* (Cass.) Less. (=sect. *Tuberosae* Lipsch.). Многолетники с клубнем. Стебли облиственные. Корзинки одиночные или в соцветии, мелкие. Цветоложе опушенное. Цветки желтые или красные. Семянки опушенные. Паппус обычно окрашенный (до темного), перистый.

Lectotypus: *S. tuberosa* Pall. (=*Lasiospora tuberosa* Cass. p. p.).

126. *S. czerepanovii* R. Kam. nom. nov. (*S. lanata* (L.) Hoffm. non Schrank). Закавказье—Курдистан—Зап. и Ю. Иран.
127. *S. kenisaea* Boiss. Иордания.
128. *S. judaica* Eig. Палестина (Иудея).
129. *S. psychrophila* Boiss. et Hohen. (=*S. pseudolanata* Grossh.). Центр. Анатолия—Сирия—Ирак (Курдистан)—Ю. Закавказье—Иран (зап., центр., южн.)—Ю.-Вост. Афганистан.
130. *S. flaccida* Rech. fil. Зап. Иран (остан Бахтиари).
131. *S. tuberosa* Pall. Прикаспийская низменность—Приаралье.
132. *S. bungei* Krasch. et Lipsch. Останцовые горы Кызылкума.
133. *S. sericeolanata* (Bunge) Krasch. et Lipsch. (=*S. rubroviolacea* Godwinski). Туран—пустыни Афганистана.
134. *S. gageoides* Boiss. (*S. fischeriana* Krasch. et Lipsch.). Кызылкум—Белуджистан.
135. *S. circumflexa* Krasch. et Lipsch. Ср. Азия—Сев. Афганистан.
Subsp. *circumflexa*, subsp. *glaberrima* (Bunge) Tagaev, subsp. *oxiana* M. Pop. ex Tagaev.
136. *S. litwinowii* Krasch. et Lipsch. Иран (Горган—Хорасан)—юг Ср. Азии—Афганистан—Белуджистан.
137. *S. sublanata* Lipsch. Балканы (Болгария, Греция, Турция) — Зап. Анатолия и острова Эгейского моря.

Subgenus *Podospermum* (DC.) Lipsch. Листья от простых цельных до перистых и перисто-сложных. Листочки обертки часто с рожковидными придатками, редко — без них. Семянки с ножкой (оформленной площадкой прикрепления, нередко с карункулой) или с расширенным и вздутым основанием.

Typus: *S. laciniata* L.

XXIII. Sect. *Purpureae* Lipsch. Многолетники с вертикальным веретеновидным корнем. Побеги розеточные, в основании с пучком волокон, высокие,

облиственные. Цветки розовые, красные, лиловые. Семянки голые, гладкие или вверху слабошероховатые, в основании вздутые, но без ножки. Паппус беловатый, перистый.

Typus: *S. purpurea* L.

138. *S. purpurea* L. От Ю. Франции и Италии до Прибалтики и Понтических степей, Сев. Казахстана.
139. *S. rosea* Waldst. et Kit. От Сев. Италии до Балкан и Баната, также Карпаты.
140. *S. rhodantha* Hausskn. (*S. purpurea* subsp. *peristerica* Form.). Греция.

XXIV. Sect. *Incisae* Lipsch. Многолетники с вертикальным веретеновидным корнем (иногда мясистым). Побеги розеточные или внерозеточные, стрелковидные или малооблиственные. Листья перисто-надрезанные или рассеченные. Цветки желтые, желтые с пурпурным основанием, розовые или лиловые. Семянки голые, тупо- или острозубчатые по ребрам и глубокобороздчатые, без ножки, но иногда с расширенным основанием. Паппус белый, грязно-белый или желтый, перистый.

Typus: *S. incisa* DC.

141. *S. incisa* DC. (=*S. bulbipes* Boiss. et Hohen.). Вост. Анатолия—Курдистан.
142. *S. bicolor* Freyn et Sint. (=*S. karjaginii* Grossh.). Сев.-Вост. Анатолия—Нахичевань—Даралагез.
143. *S. libanotica* Boiss. Ливан—Сирия.
144. *S. lacera* Boiss. et Bal. Ю. Анатолия.
145. *S. violacea* Chamberl. Ю. Анатолия.
146. *S. calyculata* Boiss. Иран (Сев.-Зап., Зап., Ю.-Центр. район Хамадана).
147. *S. brevicaulis* Vahl (=*S. coronopifolia* Desf., *S. fasciata* Pomel). От Ю. Франции и Ю.-Вост. Испании до Марокко и Туниса.

XXV. Sect. *Pseudopodospermum* Lipsch. et Krasch. (sect. *Leptophylla* (Lipsch.) Kuthath.). Многолетники с клубнем, большей частью одноглавым. Побеги облиственные. Листья цельные. Цветки желтые или красные. Семянки с вздутой ножкой, обычно узкие, бугорчато-шипиковатые. Паппус белый или грязно-белый.

Typus: *S. mollis* Bieb.

148. *S. undulata* Vahl (*S. deliciosa* Guss.). Зап. Средиземноморье (Марокко, Алжир, Тунис, Сицилия— ? Ю. Италия).
149. *S. alexandrina* Boiss. Киренаика—район Александрии.
150. *S. schweinfurtii* Boiss. (=*S. edumea* Eig). Синай—Аравия.
151. *S. idaea* (Gand.) Lipsch. Крит—Вост. Греция.
152. *S. ambigua* DC. (=*S. araneosa* d'Urv. non Sibth. et Smith.). Балканы—М. Азия (Зап.).
153. *S. suberosa* C. Koch (*S. aucheri* Boiss. et Huet). Закавказье—Сев.-Вост. Анатолия.
154. *S. cariensis* Boiss. Ю. Анатолия.
155. *S. phaeopappa* (Boiss.) Boiss. Центр. и Вост. Анатолия—Сирия—Ливан—Палестина—Курдистан—Зап. и Ю. Иран. Subsp. *phaeopappa* (=*S. verrucosa* Boiss. et Bal.), subsp. *multiscapa* (Boiss.) R. Kam. (=*S. multiscapa* Boiss.)
156. *S. hieracifolia* Hayek (*S. transitoria* Lipsch.). Центр. Анатолия.
157. *S. mollis* Bieb. От Албании и Греции по степям Причерноморья до Заволжья, Крым, Предкавказье, Анатолия, Сирия (Сев.), Сев.-Зап. Иран.
    Subsp. *mollis*, subsp. szovitzii (DC.) Chamberl., subsp. *rumelica* (Velen.) R. Kam. (=*S. rumelica* Velen.). К subsp. *mollis*, по-видимому, относится и *S. turkeviczii* var. *kubanica* Krasch. et Lipsch.?
158. *S. aragatzi* Kuthath. Ю. Закавказье.
159. *S. leptophylla* (DC.) Krasch. et Lipsch. Ю. Закавказье (Нахичевань, Армения)—Сев. Иран—Гиркания.
160. *S. syriaca* Boiss. et Blanche. Ливан—Сирия, Курдистан—Ю. Иран.
161. *S. stenocephala* Boiss. Сев.-Зап., Центр. и Ю. Иран.
162. *S. lamellata* Krasch. Сев.-Вост. Анатолия (район Карса).
163. *S. semicana* DC. (*S. colorata* Krasch., *S. turkeviczii* Krasch. et Lipsch. s. str.). Вост. и Ю. Анатолия—Сев.-Зап. Иран.
164. *S. mucida* Rech. fil. Зап., Ю. и Центр. Иран (до Кермана).

165. *S. raddeana* C. Winkl (*S. turcomanica* Krasch. et Lipsch., *S. afghana* Rech. fil.). Вост. Гиркания—Хорасан—Копетдаг—Афганистан—Белуджистан—Ю. Курам—Вазиристан.
166. *S. tunicata* Rech. fil. et Koie. Ю.-Зап. и Зап. Афганистан—Ю.-Вост. Афганистан—Белуджистан.
167. *S. pachycephala* Podl. et Rech. fil. Ю. Хорасан—?Бадхыз—Ю.-Вост. Афганистан.
XXVI. Sect. *Podospermum* (DC.) Benth. et Hook. Многолетники с вертикальным корнем или двулетники. Листья перистые. Корзинки большей частью мелкие или средней величины. Цветки красные, лиловые или желтые. Семянки голые, реже опушенные, обычно гладкие, с ножкой (и обычно с карункулой). Паппус белый или слегка окрашенный, перистый.
Typus: *S. laciniata* L.
168. *S. calcitrapifolia* Vahl (*S. intermedia* Guss., *S. willkommii* Sch.-Bip.). Зап. Средиземноморье (Испания, Португалия, Марокко, Алжир, Тунис, Сицилия).
169. *S. laciniata* L. (*S. octangularis* Willd. ex Less.). Субсредиземноморско-средиземноморский (от Франции до Копетдага и Хорасана).
170. *S. tenori* (DC.) Presl. Ю. Италия—Мальта.
171. *S. lachnostegia* (Woronow) Lipsch. Сев. Кавказ (бассейн р. Кубани).
172. *S. songorica* (Kar. et Kir.) Lipsch. et Vass. Хорасан—Средняя Азия—Джунгария.
173. *S. luristanica* Rech. fil. Курдистан—Зап. и Ю. Иран.
174. *S. meshedensis* (Rech. fil.) Rech. fil. Ю.-Зап., Центр. и Вост. Иран—Центр. и Вост. Афганистан—Белуджистан.
175. *S. armeniaca* (Boiss. et Huet) Boiss. Вост. Анатолия—Зуванд—Ю. и Вост. Закавказье—Сев.-Зап. Иран.
176. *S. idae* (Sosn.) Lipsch. Закавказье (Месхетия).
177. *S. schischkinii* Lipsch. et Vass. Закавказье (Западные районы Анапы—Новороссийска).
178. *S. grossheimii* Lipsch. et Vass. Талыш—Гиркания.
179. *S. jacquiniana* (Koch) Celak. (*S. messeniaca* Bory et Chaub.?) Центр. и Ю. Европа.
180. *S. pindicola* (Hausskn.) Lipsch. Греция.
181. *S. cana* (C. A. Mey.) O. Hoffm. (*S. meyeri* (C. Koch) Lipsch. *S. lipschitzii* (Kuth.) Czer.). Крым — Предкавказье—Ю. Приуралье—Сев.-Зап. Казахстан—Кавказ—Закавказье. Сев. и Центр. Иран. Чрезвычайно сложный комплекс рас, включающий до 10 подвидов.
182. *S. alpigena* (C. Koch) Lipsch. (*S. subintegra* (Boiss.) Thiebaut, *S. pulvinata* Lipsch.). Сев., Центр. и Ю. Анатолия.
183. *S. kirpicznikovii* Lipsch. Зуванд—Талыш.
184. *S. grigoraschvilii* (Sosn.) Lipsch. Кавказ (Хевсуретия).
185. *S. radicosa* Boiss. Центр. Анатолия—Курдистан—Сев.-Зап. и Сев. Иран.
186. *S. persepolitana* Boiss. Курдистан—Зап. и Ю. Иран.
187. *S. kandavanica* Rech. fil. Сев. Иран (район Кереджа).
188. *S. floccosa* Boiss. Центр. и Ю. Анатолия.

ЛИТЕРАТУРА

Липшиц С. Ю. Фрагменты к монографии рода *Scorzonera*. Ч. 1. М.: ОНТИ (хим.), 1935. 163 с. — *Липшиц С. Ю.* Фрагменты к монографии рода *Scorzonera*. Ч. 2. М.: ОНТИ (хим.), 1939. 167 с. — *Липшиц С. Ю.* Род *Scorzonera* L. — В кн.: Флора СССР. Т. 29. М.; Л.: Наука, 1964. с. 27—111. — *Тахтаджян А. Л.* Флористические области земли. Л.: Наука, 1978. 247 с. — *Boissier F.* Flora Orientalis. Vol. 3. Genevae et Basileae, 1875. 1033 p. — *Camberlain D. P. Scorzonera* L. — In: *Davis P. H.* Flora of Turkey and East Aegean Islands. Vol. 5. Edinburgh, 1975, p. 632—635. — *Chater A. O. Scorzonera* L. — In: Flora Europaea. Vol. 4. Cambridge, 1976, p. 317—322. — *De Candolle A. P.* Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis. Paris, 1838, vol. 7, part 1. 330 p. — *Rechinger K. H. Scorzonera* L. — In: Flora Iranica. Graz: Acad. Druck- u. Verlagsanstalt, 1977, N 122, S. 16—79.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Институт ботаники АН УзССР.

Получено 10 II 1986.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 581.9 (470.331)

А. А. Нотов

О НЕКОТОРЫХ НОВЫХ И РЕДКИХ ДЛЯ КАЛИНИНСКОЙ ОБЛАСТИ ВИДАХ РАСТЕНИЙ

A. A. NOTOV. ON SOME NEW AND RARE FOR KALININ REGION SPECIES OF PLANTS

Представлены сведения о 10 новых для Калининской обл. видах растений. Из них впервые для европейской части СССР приводится *Chorispora sibirica* (L.) DC. Сообщается о новых местонахождениях некоторых редких растений.

Флористические исследования, проводимые нами в течение вегетационных периодов 1984—1985 гг. в Конаковском р-не Калининской обл., позволили выявить ряд новых для области видов и обнаружить неизвестные до этого местонахождения некоторых редких растений. Гербарный материал, подтверждающий наши находки, хранится в гербарии Калининского государственного университета. Номенклатура сосудистых растений дана по С. К. Черепанову (1981).

Новые для области виды

Chorispora sibirica (L.) DC. Один экземпляр с цветками и незрелыми плодами собран 16 V 1985 в 1 км северо-западнее ст. Редкино Октябрьской железной дороги (ОЖД) на краю ж.-д. насыпи.

Этот обитатель каменистых склонов и долин, солонцеватых глинистых степей довольно широко распространен в Западной Сибири, где встречается иногда как сорное растение. Известен из Восточной Сибири, Средней Азии, Монголии и Северо-Западного Китая (Васильченко, 1939 : 317). Для территории европейской части СССР приводится впервые.

Lathyrus aphaca L. Единичные цветущие и плодоносящие растения найдены на ж.-д. насыпи 2 VIII 1985 между ст. Кузьминка и платформой Межево и 11 VIII 1985 между пл. Межево и ст. Редкино.

Средиземноморско-атлантический сорный вид, довольно обычный на Кавказе и в Крыму, где встречается в посевах зерновых, в садах, огородах и виноградниках (Никитин, 1983). Этот вид отсутствует в последнем издании «Флоры» П. Ф. Маевского (1964). Как адвентивное растение отмечен в Тульской (Гербарий МГУ, MW), Ленинградской (Гербарий БИН АН СССР), Псковской (Гусев, 1975) областях и в Латвии (Шулц, 1976).

Althaea officinalis L. Один цветущий и плодоносящий экземпляр обнаружен 27 IX 1984 в окрестностях ст. Кузьминка ОЖД в зарослях сорных растений у обочины ж.-д. насыпи.

Этот вид распространен в южных и юго-восточных областях средней полосы европейской части СССР, где произрастает по сырым лугам и берегам рек, реже по кустарникам и лесам (Маевский, 1964). Ближайшее к нашему местонахождение его известно в Брянской обл. (Булохов и др., 1975).

Gypsophila altissima L. Одно цветущее растение собрано 22 VIII 1985 на пристани в г. Конаково на кучах извести, привезенной для строительных работ.

Обитатель меловых гор и известковых склонов. Северная граница его распространения совпадает с границей чернозема (Маевский, 1964). В качестве заносного растения известен в Московской обл. (MW).

Thesium arvense Horvat. Один цветущий экземпляр отмечен 5 VI 1985 на олуговевшем склоне ж.-д. насыпи вблизи пл. Московское море ОЖД. 11 VI 1985 более 10 растений с цветками и плодами наблюдалось в 2 км юго-восточнее пл. Московское море на луговине у подножия ж.-д. насыпи.

Этот обитатель известковых и сухих степных склонов, песчаных мест распространен в степной и лесостепной зонах европейской части СССР, на Кавказе и в Средней Азии (Бобров, 1936 : 427). Северная граница его распространения доходит до Московской обл. (Ворошилов и др., 1966). В качестве адвентивного растения отмечался в Латвии (Табака, Клявиня, 1980), в Московской (MW) и Ленинградской (Определитель . . ., 1981) областях.

Ulmus pumila L. Два куста высотой 20—30 см найдены 6 VIII 1985 в 2 км юго-восточнее пл. Московское море на ж.-д. насыпи.

Этот вид распространен в Восточной Сибири, на Дальнем Востоке и в Средней Азии, где растет по сухим песчано-каменистым почвам и галечникам в долинах рек и по склонам (Ярмоленко, 1936 : 369). Культивируется в некоторых областях средней полосы европейской части СССР (Рычин, 1972).

Torilis japonica (Houtt.) DC. Более 20 плодоносящих растений обнаружено нами 12 IX 1985 в 1.5 км юго-восточнее зверосовхоза «Мелковский» на луговине у обочины Ленинградского шоссе.

Западно-палеарктический вид, растущий в рощах, кустарниках, сосновых борах, вырубках, у дорог, по сорным местам (Пояркова, 1950 : 154). Его ареал охватывает центр, запад, восток европейской части СССР, Прибалтику, Крым, Кавказ. Во «Флоре» Маевского указывался для всех областей, кроме Калининской.

Petasites frigidus (L.) Cass. (*Nardosmia frigida* (L.) Hook., *N. angulosa* Cass.). Отмечена 5 VIII 1984 в окрестностях пос. Редкино по берегам мелиоративной канавы, а также по краям березняка ланцетно-вейникового и низинного болотца, примыкающих к ней. Растет на торфяно-болотных почвах. В мае 1985 г. наблюдалось около 200 цветоносов.

Циркумполярный гипоарктический вид, распространенный в Арктике, северных лесных районах Европы и Азии, горных районах Сибири. На основании различия формы листовой пластинки прикорневых листьев к *N. frigida* (L.) Hook. во «Флоре СССР» были отнесены преимущественно арктические и тундровые растения, а экземпляры из севера лесной зоны и гор Сибири считались принадлежащими к *N. angulosa* Cass. Дальнейшее изучение гербарного материала показало, что эти отличия прослеживаются далеко не у всех экземпляров, а типичные экземпляры *N. frigida* встречаются и в лесной зоне (Токаревских, 1977 : 189). Очевидно, не следует считать *N. angulosa* самостоятельным видом. В последнее время наметилась тенденция к объединению родов *Nardosmia* и *Petasites* (Черепанов, 1981). Во «Флоре» Маевского *Nardosmia* отмечен для Ярославской и Костромской областей. По-видимому, наша находка представляет крайнюю южную точку данного вида.

Senecio sylvaticus L. Собран 11 IX 1984 в 2 км западнее пос. Озерки па торфе. В августе 1985 г. наблюдался в окрестностях деревень Едимново, Ново-Мелково, турбазы «Лисицкий бор», где произрастал в борах с нарушенным травянистым покровом. Этот восточноевропейско-атлантический вид во «Флоре» Маевского приводится как редкое растение. Однако в последние годы появляются все новые сообщения о находках его в ряде областей (Богачева и др., 1962; Пешкова, 1967; Кисилева и др., 1981).

Rubus nessensis W. Hall. Найдена в июне 1984 г. на опушке березняка в 2 км юго-восточнее пос. Редкино. В 1985 г. отмечена в окрестностях поселков Радченко, Ново-Завидово, Северный и дер. Огурцово, где встречалась по обочинам дорог, а также по берегам канала Редкино—Волга.

Этот вид произрастает во всех соседних с Калининской областях (Маевский, 1964; Определитель . . ., 1981).

Редкие для области виды

Turgenia latifolia (L.) Hoffm. Одно растение с цветами и незрелыми плодами собрано 13 VII 1985 в 2 км юго-восточнее ст. Редкино, на ж.-д. насыпи.

Этот средиземноморско-западнопалеарктический сорный вид широко распространен в южной части степной зоны, полупустынной зоне, предгорьях Кавказа и в Средней Азии. По железным дорогам заносится в лесостепную и лесную зоны (Никитин, 1983). В Калининской обл. отмечался лишь один раз в 1917 г. М. И. Назаровым (MW).

Equisetum variegatum Schleich. ex Web. et Mohr. Наблюдался 19 VI 1985 в четырех пунктах по берегам канала Редкино—Волга. Наиболее обилен в 3.5 км северо-восточнее пос. Редкино на избыточно увлажненном песчаном участке, образованном на месте торфяного болота при прокладке канала.

Этот гипоарктоальпийский вид является редким для средней полосы европейской части СССР. Во «Флоре» Маевского он приводится лишь для Калининской и Московской областей, но, по данным М. С. Игнатова (1984), в Московской обл. на указанном местообитании не обнаружен. В Калининской обл. *E. variegatum* собирался Назаровым в 1917 г. Других сведений о нахождении его в Средней России нам найти не удалось.

Eleocharis quinqueflora (F. X. Hartm.) O. Schwarz. Отмечен в июне 1985 г. в трех пунктах по берегам Волги (пос. Радченко, деревни Видогощи, Игуменка).

В пределах своего ареала в европейской части СССР этот вид встречается редко (Егорова, 1974 : 109). В Калининской обл. он был известен только по старым сборам Бакунина, Ильинского, Литвинова.

Alisma gramineum Lej. Собрана 22 VIII 1985 у г. Конаково в лужах около пристани.

Этот вид отсутствует во «Флоре» Невского (1947, 1952). Сравнительно недавно найден на Иваньковском водохранилище (Лисицина, 1979).

Sieglingia decumbens (L.) Bernh. Наблюдалась 22 VIII 1985 среди посадок дуба на сбитом мелкозлаковом лугу в окрестностях пос. Редкино на территории ветеринарной лечебницы.

Этот весьма обычный в западных областях европейской части СССР вид становится редким в средней полосе (Маевский, 1964). Отсутствует во «Флоре» Невского, хотя собирался Кацом, Булавкиной, Иконниковым в Торопецком р-не Калининской обл. В последние годы находки этого злака в центральных районах европейской части СССР резко увеличились (Тихомиров и др., 1969).

Кроме видов, указанных выше, на исследуемой территории были отмечены *Bolboschoenus maritimus* (L.) Palla, *Carex riparia* Curt., *Cenolophium denudatum* (Hornem.) Tutin, *Chaerophyllum bulbosum* L., *Chorispora tenella* (Pall.) DC., *Eleocharis mamillata* Lindb., *Festuca macutrensis* Zapał., *F. trachyphylla* (Hack.) Krajina, *Huperzia selago* (L.) Bernh. ex Schrank et Mart., *Koeleria delavignei* Czern. ex Domin, *Onopordum acanthium* L., *Rhynchospora alba* (L.) Vahl, *Utricularia minor* L. и другие редкие для Калининской обл. виды.

ЛИТЕРАТУРА

Бобров Е. Г. Род Ленец — *Thesium* L. — В кн.: Флора СССР. Т. 5. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1936, с. 412—431. — *Богачева В. К., Беловашина Н. М., Дубровина А. А., Острякова Г. А.* Некоторые новые для Ярославской области виды растений. — Бот. журн., 1962, т. 47, № 11, с. 1666—1668. — *Булохов А. Д., Величкин Э. М., Вилинский В. Е., Катышевцева В. Г.* Новые материалы к флоре Брянской области. — Науч. докл. высшей школы. Биол. науки, 1975, № 9, с. 73—77. — *Васильченко И. Т.* Род Хориспора — *Chorispora* DC. — В кн.: Флора СССР. Т. 8. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1939, с. 310—317. — *Ворошилов В. Н., Скворцов А. К., Тихомиров В. Н.* Определитель растений Московской области. М.: Наука, 1966. 367 с. — *Гусев Ю. Д.* Новые сведения о распространении адвентивных растений на северо-западе СССР. — Бот. журн., 1975, т. 60, № 3, с. 380—387. — *Егорова Т. В.* Род Болотница — *Eleocharis* R. Br. — В кн.: Флора европейской части СССР. Т. 2. Л.: Наука, 1974, с. 107—118. — *Игнатов М. С.* О ненахождении некоторых редких видов в местах их прежнего произрастания (северо-западная часть Московской области). — В кн.: Состояние и перспективы исследования флоры средней полосы европейской части СССР. М., 1984, с. 33—35. — *Кисилева К. В., Новиков В. С., Октябрева Н. Б., Щербаков А. В.* О новых находках редких видов растений в пределах Окско-Клязьминского междуречья. — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1981, т. 86, вып. 6, с. 132—136. — *Лисицина Л. И.* Флора водоемов Верхнего Поволжья. — В кн.: Флора и растительность водоемов бассейна Верхней Волги. Рыбинск, 1979, с. 109—136. — *Маевский П. Ф.* Флора средней полосы европейской части СССР. 9-е изд. Л.: Колос, 1964. 879 с. — *Невский М. Л.* Флора Калининской области. Ч. 1. Калинин, 1947. 308 с. — *Невский М. Л.* Флора Калининской области. Ч. 2. Калинин, 1952. 1033 с. — *Никитин В. В.* Сорные растения флоры СССР. Л.: Наука, 1983. 454 с. — *Опре-*

делитель высших растений северо-запада европейской части РСФСР. Л.: Изд-во ЛГУ, 1981. 376 с. — *Пешкова Г. И.* О новых и редких растениях Калужской области. — Науч. докл. высшей школы. Биол. науки, 1967, № 12, с. 83—88. — *Пояркова А. И.* Род Торилис — *Torilis* Adans. — В кн.: Флора СССР. Т. 16. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950, с. 153—154. — *Рычин Ю. В.* Древесно-кустарниковая флора. М.: Просвещение, 1972. 264 с. — *Табака Л. В., Клявиня Г. Б.* О новых и редких видах растений Латвийской ССР. — Бот. журн., 1980, т. 65, № 12, с. 1799—1801. — *Тихомиров В. Н., Водолазская Н. Н., Новиков В. С., Октябрева Н. Б.* Новые виды флоры Рязанской области. — Науч. докл. высшей школы. Биол. науки, 1969, № 9, с. 90—94. — *Токаревских С. А.* Род Нардосмия — *Nardosmia* Cass. — В кн.: Флора северо-востока европейской части СССР. Т. 4, Л.: Наука, 1977. 312 с. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с. — *Шулц А. А.* Адвентивная флора на территории железнодорожных узлов г. Риги. — Бот. журн., 1976, т. 61, № 10, с. 1445—1454. — *Ярмоленко А. В.* Род Вяз — *Ulmus* L. — В кн.: Флора СССР. Т. 5. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1936, с. 360—373.

Калининский государственный университет. Получено 18 II 1986.

УДК 581.9 (574) Бот. журн., т. 71, № 12

Б. Ф. Свириденко

НАХОДКИ *ELODEA CANADENSIS* (*HYDROCHARITACEAE*) В СЕВЕРНОМ КАЗАХСТАНЕ

B. F. SVIRIDENKO. FINDINGS OF *ELODEA CANADENSIS* (*HYDROCHARITACEAE*) IN NORTH KAZAKHSTAN

Описаны 4 местонахождения нового для флоры Казахстана вида *Elodea canadensis*. Приводятся материалы по экологическим, ценотическим и продукционным особенностям этого растения в условиях Северного Казахстана.

Элодея канадская *Elodea canadensis* Michx. является новым для флоры Казахстана видом водных цветковых растений. В Европе этот вид известен с 1836 г. как акклиматизант североамериканского происхождения, способный быстро заполнять водоемы, вытесняя из них другие водные растения (Цвелев, 1982). Завезенная в 1889 г. на Урал, элодея канадская расселилась в течение нескольких десятилетий на обширном участке бассейна р. Оби, охваченном современными границами Свердловской, Челябинской, Курганской и Тюменской областей РСФСР (Крылов, 1927; Федченко, 1934; Дексбах, 1947, 1951, 1956).

Несмотря на то что распространение *E. canadensis* в пограничных с Северным Казахстаном районах Южного Урала и Западной Сибири имеет уже длительную историю, это растение до последних лет не проникало на территорию Казахской ССР. Мы не встречаем сведений о находках элодеи канадской как во «Флоре Казахстана» (1956), так и в специальных работах, посвященных изучению растений казахстанских водоемов (Доброхотова, 1947; Доброхотова и др., 1982; Демченко, 1948; Поляков, 1952; Троицкая, 1955, 1957; Воронов, Скрябина, 1964; Катанская, 1970, 1975, 1979; Корсак, Мякушко, 1980, и др.)

Во время ботанических исследований, выполненных с 1982 по 1985 гг. в составе отрядов Казахского научно-исследовательского института рыбного хозяйства (КазНИИРХ) на разнотипных водоемах Северо-Казахстанской и Кустанайской областей, мы обнаружили следующие местонахождения *E. canadensis*: Северо-Казахстанская обл. Соколовский р-н, оз. Большое Пеньково, глубина 0.2—3.0 м, на чистом и заиленном песке, темно-серых и черных илах, массово, вегет., цв., июнь-октябрь 1984; Соколовский р-н, оз. Круглое, глубина 0.4—1.0 м, на темно-серых и черных илах, разреженно, вегет., август 1984; окр. г. Петропавловска, оз. Пестрое, глубина 0.1—2.0 м, на чистом и заиленном песке, темно-серых и черных илах, массово, вегет., октябрь 1985 г.; Кустанайская обл., Орджоникидзевский р-н, Верхнетобольское водохранилище, заливы в средней левобережной части, глубина 0.3—2.5 м, на заиленном песке и темно-серых илах, разреженно, вегет., июль 1985 г.

Схема комплекса водной макрофитной растительности в оз. Большое Пеньково.

Формации: *1* — тростниковая, *2* — узколистнорогозовая, *3* — телорезовая, *4* — элодейная, *5* — длиннейшердестовая.



Образцы хранятся в Гербарии им. П. Н. Крылова при Томском государственном университете (ТГУ).

Известно, что в 1981 г. элодея канадская еще не встречалась в названных озерах Северо-Казахстанской обл. Это растение попало в озера Большое Пеньково и Пестрое, вероятно, только в 1982—1983 гг., а в оз. Круглое — в 1984 г. Не ранее 1984 г. была занесена *E. canadensis* и в Верхнетобольское водохранилище, флору которого мы изучали в 1982—1983 гг.

Н. К. Дексбах (1951) впервые отметил, что распространение элодеи канадской по Уралу и Западной Сибири связано преимущественно с рыбопромысловыми водоемами. В указанных североказахстанских водоемах также осуществляется рыбный промысел, поэтому мы считаем, что диаспоры *E. canadensis* были занесены в них на орудиях рыболовства — сетях, неводах и др. Именно такой способ расселения определяет успешное продвижение элодеи канадской к югу, т. е. против направления стока поверхностных вод.

Экологический ареал *E. canadensis* по материалам, полученным при изучении североказахстанских местообитаний, включает гидрокарбонатно-натриевые и хлоридно-натриевые воды, имеющие минерализацию 0.30—0.68 г/л, общую жесткость 1.69—5.70, кальциевую жесткость 0.97—1.07 мг-экв/л, pH 7.20—8.39, прозрачность в течение вегетационного периода 0.5—3.8 м.

Учитывая экологию элодеи канадской и ее распространение, можно предположить, что в ближайшие годы это растение будет отмечено и в других рыбохозяйственных водоемах Северного Казахстана. По гидрохимическим условиям более всего соответствуют экологическим требованиям *E. canadensis* пресноводные озера Ишимской равнины и Кокчетавской возвышенности, а также водохранилища и каналы, построенные в долинах рек Иртыша, Ишима, Тобола и их притоков (Форш, 1963; Лопарёва, Амиргалиев, 1977; Амиргалиев, 1981).

Следуя классификации биоморф цветковых гидрофитов Северного Казахстана (Свириденко, 1985), мы относим элодею канадскую к многолетним укореняющимся длиннопобеговым турионовым высоким гидатофитам. Как известно, по фитоценотическим свойствам это растение принадлежит к доминантам-коннекторам исключительной мощности (Быков, 1962). Масштабы развития этого акклиматизанта в экосистеме пресноводного водоема хорошо оцениваются на примере оз. Большое Пеньково.

Данное озеро расположено в пределах Ишимской равнины на участке с отчетливо выраженным гривно-ложбинным рельефом. Котловина озера эрозионно-суффозионного генезиса, имеет относительно крутые склоны и плоское дно. По гидрологическому режиму оз. Большое Пеньково принадлежит к типу непересыхающих озер. Площадь акватории по материалам аэрофотосъемки 1980 г. составляет 0.83 км^2, максимальная глубина не превышает 3.5 м.

Сообщества макрофитов в 1984 г. занимали широкую полосу акватории озера, ограниченную изобатами 0.0—3.2 м. Центральная часть акватории с глубинами 3.2—3.5 м оставалась незаросшей. В сложении комплекса водной макрофитной растительности участвовали ценозы, относящиеся к 5 формациям. Наряду с элодеей канадской ценозообразователями являлись такие аборигенные виды, как тростник *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., рогоз узколистный *Typha angustifolia* L., телорез *Stratiotes aloides* L. и рдест длиннейший *Potamogeton praelongus* Wulf. (см. рисунок).

Элодейная формация в озере была представлена единым сообществом, принадлежащим к ассоциации Elodeetum demersiceratophyllosum. Проективное

Ресурсы макрофитов в оз. Большое Пеньково

Формация	Площадь, км²	Степень зарастания акватории, %	Фитомасса			
			сырая		воздушно-сухая	
			т	%	т	%
Тростниковая	0.07	8.4	48.2	1.5	19.0	6.0
Узколистнорогозовая	0.01	1.2	25.3	0.8	5.0	1.6
Телорезовая	0.05	6.0	363.0	10.9	20.5	6.5
Элодейная	0.39	46.9	2861.0	86.6	269.1	85.6
Длиннейшпердестовая	0.15	18.1	6.9	0.2	0.8	0.3
Всего . . .	0.67	80.6	3304.4	100	314.4	100

покрытие элодеи канадской достигало 90—95 %. Роголистниково-элодейный ценоз занимал почти половину площади акватории, заключая в себе основную часть фитомассы макрофитов в озере (см. таблицу).

Таким образом, в условиях Северного Казахстана элодея канадская сохраняет доминантные свойства. Уже через 3—4 вегетационных периода после вселения это растение способно определять высокую степень зарастания водоемов и становиться важнейшим продуцентом органического вещества в них.

В заключение благодарю Т. В. Свириденко за предоставленные для статьи гидрохимические материалы.

ЛИТЕРАТУРА

Амиргалиев Н. А. Гидрохимия канала Иртыш—Караганда. Л.: Гидрометеоиздат, 1981. 200 с.—*Быков Б. А.* Доминанты растительного покрова СССР. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1962, т. 2. 436 с. — *Воронов А. Г.*, *Скрябина А. А.* Типы водоемов Кустанайской области и некоторые особенности их растительности. — В кн.: Биогеографические очерки Кустанайской области. М.: МГУ, 1964, с. 61—86. — *Дексбах Н. К.* Экология среднеуральской и западноуральской элодеи (*Elodea canadensis* Rich.) и элодейные водоемы. — ДАН СССР, 1947, т. 55, № 4, с. 359—362. — *Дексбах Н. К.* Элодея канадская в водоемах Среднего Урала и Зауралья.—Тр. Всес. гидробиол. об-ва, 1951, т. 3, с. 204—216. — *Дексбах Н. К.* Шестидесятилетие акклиматизации элодеи канадской на Среднем Урале и в Зауралье. — Тр. Томск. ун-та, 1956, т. 142, с. 77—82. — *Демченко Л. А.* Водная растительность оз. Борового. — В кн.: Тр. Гос. запов. «Боровое». Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1948, вып. 1, с. 52—61. — *Доброхотова К. В.* Изучение высшей водной флоры и растительности Казахстана в связи с запросами народного хозяйства. — Вестн. АН КазССР, 1947, № 3 (24), с. 38—48. — *Доброхотова К. В.*, *Ролдугин И. И.*, *Доброхотова О. В.* Водные растения. Алма-Ата: Кайнар, 1982. 191 с. — *Катанская В. М.* Растительность степных озер Северного Казахстана и сопредельных с ним территорий. — В кн.: Озера семиаридной зоны СССР. Л.: Наука, 1970, с. 92—135. — *Катанская В. М.* Водная растительность озер равнинного Казахстана в связи с внутривековой изменчивостью их состояния. — В кн.: Озера Казахстана и Киргизии и их история. Л.: Наука, 1975, с. 216—228. — *Катанская В. М.* Растительность водохранилищ-охладителей тепловых электростанций Советского Союза. Л.: Наука, 1979. 278 с. — *Корсак Н. Б.*, *Мякушко В. К.* Растительность Туздинского водохранилища и ее продукция. — Гидробиол. журн., 1980, т. 16, № 1, с. 31—37. — *Крылов П. Н.* Флора Западной Сибири. Томск: ТГУ, 1927, т. 1. 134 с. — *Лопарева Т. Я.*, *Амиргалиев Н. А.* Об особенностях изменения химического состава воды рек Ишим и Тобол в связи с зарегулированием их стока. — В кн.: Круговорот вещества и энергии в водоемах. Гидрохимия и качество вод: Тез. докл. на 4 Всес. лимнологич. совещ. Лиственничное: СО АН СССР, 1977, с. 20—21. — *Поляков П. П.* К биологии водных растений степного Казахстана. — Бот. журн., 1952, т. 37, № 5, с. 678—682. — *Свириденко Б. Ф.* Биоморфы покрытосеменных гидрофитов Северного Казахстана. Алма-Ата: КазНИИНТИ, 1985, № 854 Деп. 18 с. — *Троицкая З. Ф.* Высшая растительность прииртышских водоемов в районе г. Семипалатинска. — Учен. зап. Семипалат. пед. ин-та им. Н. К. Крупской, 1955, вып. 1, с. 97—114. — *Троицкая З. Ф.* К экологии и биологии макрофитов прииртышских водоемов в районе г. Семипалатинска. — Учен. зап. Семипалат. пед. ин-та им. Н. К. Крупской, 1957, вып. 2, с. 309—365. — *Федченко Б. А.* Сем. *Hydrocharitaceae*. — В кн.: Флора СССР. Т. 1. Л.: Изд-во АН СССР, 1934, с. 293—298. — *Флора* Казахстана. Т. 1. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1956. 354 с. — *Форш Т. Б.* Гидрохимическая характеристика озер Северного Казахстана в связи с условиями их существования. — В кн.: Озера полуаридной зоны. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963, с. 75—117. — *Цвелев Н. Н.* Порядок частуховые (*Alismatales*). — В кн.: Жизнь растений. М.: Просвещение, 1982, т. 6, с. 9—24.

Казахский научно-исследовательский институт
рыбного хозяйства,
Петропавловск.

Получено 10 II 1986.

ОХРАНА РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА

УДК 581.9 (470.44)

А. О. Тарасов, В. И. Горин

ПРИЕРУСЛАНСКИЕ ПЕСКИ КАК УБЕЖИЩЕ РЕДКИХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ

A. O. TARASOV, V. I. GORIN. PRIERUSLAN SAND PLAIN AS A SHELTER FOR RARE SPECIES OF PLANTS

Приводится список из 23 видов растений, нуждающихся в охране. Анализируется их распределение по растительным ассоциациям Приерусланских песков.

Приерусланский массив песков находится на юге Саратовского Заволжья на границе с Волгоградской обл. («Атлас Саратовской области», 1978) в подзоне южных типчаково-ковыльных степей (Родин, 1933; Лавренко, 1947; Тарасов, 1968, 1975) на светло-каштановых почвах (Галкин, 1935; Садовников, 1941, 1952; Усов, 1948; Виленский, 1957; Левина, 1959; Узун и др., 1960; Неганов, 1964). Площадь массива — 18 642 га (Орлов, Кайзер, 1933). Эти пески занимают вторую надпойменную террасу р. Еруслан — последнего левобережного притока р. Волги.

Среднегодовое количество атмосферных осадков на песках составляет 274 мм, испаряемость с открытой водной поверхности — 908 мм (Худяков, 1945), среднегодовая температура воздуха — 5.4°, абсолютный максимум температуры +41°, минимум —41° С. Сопоставление данных по осадкам, температуре и относительной влажности воздуха показывает, что климат района характеризуется летней засухой. Коэффициент увлажнения (Иванов, 1948) составляет всего лишь 0.3.

На исследованных песках произрастает степная полукустарничковая, лесная, степная кустарниковая, луговая и лугово-болотная растительность, причем лесная растительность, представленная березовыми, осиновыми и дубовыми колками, сосредоточена лишь на небольшой части песков, где образует островной лес, известный в литературе как Салтовский (Виленский, 1918; Худяков, 1945, 1952, 1968). Этот лес, судя по косвенным данным (Матекин, 1950; Джубанов, 1980, 1981), вероятно, является остатком древних лесов, некогда населявших эти места. Кроме того, при сравнении местоположений террасовых песков (арен) на территории европейской части СССР было обнаружено, что Салтовский лес ближе всех расположен к границе полупустынной зоны, т. е. он самый южный (в зональном отношении), а это в совокупности с доказательствами реликтовости делает его уникальным объектом природы.

Флора Приерусланских песков представлена 435 видами, принадлежащими к 251 роду и 69 семействам. Ее анализ в свете данных, опубликованных в таких изданиях, как «Красная книга» (1975), «Охраняемые растения Саратовской области» (1979), «Редкие и исчезающие виды флоры СССР, нуждающиеся в охране» (1981), показал, что в состав этой флоры входят 23 вида, нуждающиеся в охране (см. таблицу), в том числе подлежащих охране на территории СССР — 5, Юго-Востока (Ю-В) — 6, Нижнего Поволжья (НП) — 12.

Перечисленные виды встречаются в шести ассоциациях, которые входят в состав лесной (березняки, осинники, дубравы), луговой (ценозы лабазника обыкновенного), степной кустарниковой (сообщества спиреи городчатой) и степной полукустарничковой (фитоценозы полыни Черняева) растительности.

Виды флоры Приерусланских песков, нуждающиеся в охране

Вид	Территория, на которой вид подлежит охране	Ассоциации					
		1	2	3	4	5	6
		встречаемость, %					
Oxytropis floribunda (Pall.) D. C.	Ю-В		1.2	17.3		9.0	
Viscaria vulgaris Bernh.	НП	1.3		1.0	6.1		
Campanula sibirica L.	Ю-В			9.2		1.3	
Dianthus campestris Bieb.	НП				1.5		0.1
Iris pumila L.	НП			1.1	0.8		
Ononis arvensis L.	НП		2.5	1.0			
Stipa borysthenica Klock. ex Prokud.	Ю-В				33.1		65.1
Adenophora liliifolia (L.) DC.	НП	1.2					
Ajuga reptans L.	НП		1.2				
Althaea officinalis L.	НП			1.0			
Caltha palustris L.	НП					1.3	
Corydalis cava (L.) Schweigg. et Koerte	Ю-В	1.2					
Ephedra distachya L.	НП						0.1
Eragrostis collina Trin.	СССР			1.0			
Filipendula ulmaria (L.) Maxim.	НП					1.3	
Fritillaria meleagroides Potrin. ex Schult. et Schult. f.	СССР			1.0			
F. ruthenica Wikstr.	СССР	1.2					
Gentiana pneumonanthe L.	Ю-В	1.2					
Glycyrrhiza glabra L.	Ю-В			7.9			
Orchis coriophora L.	СССР			63.1			
O. militaris L.	СССР			1.0			
Pulsatilla pratensis (L.) Mill.	НП						0.1
Tulipa biebersteiniana Schult. et Schult. f.	НП					1.3	
Общее число редких видов в ассоциации		5	3	11	4	5	4

Примечание. 1 — Betula pubescens+Carex vesicaria (березняки), 2 — Polulus tremula—Galium physocarpum (осинники), 3 — Filipendula vulgaris—Orchis coriophora (лабазника обыкновенного), 4 — Spiraea crenata—Carex colchica (спиреи городчатой), 5 — Ouercus robur—Calamagrostis epigeios (дубравы), 6 — Artemisia tschernieviana—Stipa borysthenica (полыни Черняева). Все ассоциации расположены в порядке убывания увлажненности экотопа. Встречаемость видов определялась общепринятым методом (Понятовская, 1964).

Указанные виды не были найдены лишь в сообществах лугово-болотной растительности. По широте экологической амплитуды эти виды можно разделить на три группы. Первая — виды встречаются в трех ассоциациях, вторая — в двух и третья — в одной. К первой группе относятся 2 вида, ко второй — 5 и к третьей — 16. В наиболее критической ситуации (из-за узости экологической амплитуды) находятся виды последней группы, поэтому все ассоциации, в которых они находятся, следует взять под охрану. Из таблицы видно, что таких ассоциаций пять. В более благоприятных условиях находятся виды второй группы, поэтому для их охраны можно выбрать те ассоциации, в сообществах которых они имеют наибольшую встречаемость.

Данные по встречаемости показывают, что для сохранения видов второй группы необходимо сосредоточить внимание на фитоценозах четырех ассоциаций. Самая широкая экологическая амплитуда у видов первой группы. Для их охраны надо взять под защиту две ассоциации. Тем не менее при сопоставлении результатов по всем группам не удалось исключить ни одной ассоциации из списка подлежащих охране. Этому способствовал еще и чрезвычайно низкий уровень встречаемости большинства видов. Только у *Oxytropis floribunda*, *Campanula sibirica*, *Stipa borysthenica*, *Orchis coriophora* он равнялся или превышал 10 %. Таким образом, все шесть ассоциаций должны быть взяты под охрану, тем более что вся растительность этих сообществ из-за необычности своего местоположения подлежит строгой охране. Наиболее полно исследуемые ассоциации встречаются на территории Салтовского леса. Поэтому, учитывая,

во-первых, богатство флоры видами, нуждающимися в охране, во-вторых, реликтовость лесной растительности и ее самое южное положение на территории Нижнего Поволжья, необходимо этот лес объявить ботаническим заказником.

ЛИТЕРАТУРА

Атлас Саратовской области. М.: ГУГК, 1978. 31 с. — *Виленский Д. Г.* Растительность Салтовского леса Новоузенского уезда, Самарской губернии. — Изв. Саратов. обл. с.-х. опытн. станц., 1918, т. 1, вып. 2. 12 с. — *Виленский Д. Г.* Почвоведение. М.: Учпедгиз, 1957. 456 с. — *Галкин И. В.* Почвенно-мелиоративная характеристика района верховьев Еруслана. — Химизация соц-го земледелия, 1935, № 11—12, с. 94—110. — *Джубанов А. А.* Находка остатков сосны в древнем погребении северного Прикаспия. — Природа, 1980, № 7, с. 116. — *Джубанов А. А.* К истории Индерских гор. — Природа, 1981, № 9, с. 114. — *Иванов Н. Н.* Ландшафтно-климатические зоны земного шара. — Зап. ВГО. Нов. серия, 1948, т. 1, с. 1—224. — *Красная* книга. Дикорастущие виды флоры СССР, нуждающиеся в охране / Под ред. А. Л. Тахтаджяна. Л.: Наука, 1975. 204 с. — *Лавренко Е. М.* Евразиатская степная область. — В кн.: Геоботаническое районирование СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1947, с. 95—110. — *Левина Ф. Я.* К вопросу о зональности и подразделении европейской полупустыни. — Бот. журн., 1959, т. 44, № 8, с. 1051—1061. — *Матекин П. В.* Фауна наземных моллюсков Нижнего Поволжья и ее значение для представления об истории современных лесов района. — Зоол. журн., 1950, т. 29, вып. 3, с. 193—205. — *Неганов А. Ф.* Почвенные районы Саратовской области. Саратов: Изд-во СГУ, 1964. 19 с. — *Орлов Е. И., Кайзер Г. А.* Охотопромысловое значение Приерусланских песков АССР Немцев Поволжья. — Учен. зап. СГУ, 1933, т. 10, вып. 2, с. 111—158. — *Охраняемые* растения Саратовской области / Под ред. А. А. Чигуряевой. Саратов: Прив. кн. изд-во, 1979. 120 с. — *Понятовская В. М.* Учет обилия и особенности размещения видов в естественных растительных сообществах. — В кн.: Полевая геоботаника. Т. 3. М.; Л.: Наука, 1964, с. 209—299. — *Редкие* и исчезающие виды флоры СССР, нуждающиеся в охране / Под ред. А. Л. Тахтаджяна. Л.: Наука, 1981. 264 с. — *Родин Л. Е.* Типы степей Нижнего Заволжья. — Бот. журн. СССР, 1933, т. 18, № 4, с. 299—306. — *Садовников И. Ф.* Классификация почв Южного Заволжья. — Почвоведение, 1941, № 1, с. 3—21. — *Садовников И. Ф.* Почвы Южного Заволжья как объект орошения. М.: Изд-во АН СССР, 1952. 491 с. — *Тарасов А. О.* Растительность, зоны, геоботанические районы. — В кн.: Вопросы биогеографии Среднего и Нижнего Поволжья. Саратов: Изд-во СГУ, 1968, с. 7—56. — *Тарасов А. О.* Геоботаническое районирование южного (Саратовского) Заволжья. — В кн.: Вопросы ботаники Юго-Востока. Вып. 1. Саратов: Изд-во СГУ, 1975, с. 30—46. — *Узун В. Ф., Бутляков С. И., Чуб М. Н.* Саратовская область. — В кн.: Агрохимическая характеристика почв СССР. Районы Поволжья. М.: Наука, 1960, с. 274—325. — *Усов Н. И.* Почвы Саратовской области. Ч. 2. Заволжье. Саратов: ОГИЗ, 1948. 362 с. — *Худяков И. И.* Салтовский лес (Нижнее Заволжье). — Бот. журн. СССР, 1945, т. 30, № 6, с. 279—280. — *Худяков И. И.* К вопросу о происхождении и распространении древесно-кустарниковой растительности в Нижнем Заволжье. — Учен. зап. СГУ, вып. ботанич., 1952, т. 35, с. 109—127. — *Худяков И. И.* Лесная растительность. — В кн.: Вопросы биогеографии Среднего и Нижнего Поволжья. Саратов: Изд-во СГУ, 1968, с. 57—74.

Саратовский государственный университет.

Получено 11 XII 1985.

ЧИСЛА ХРОМОСОМ

УДК 576.316.7 : 582 (571.6)

С. А. Волкова, К. П. Уланова

ЧИСЛА ХРОМОСОМ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ СЕМЕЙСТВ *NELUMBONACEAE* И *RANUNCULACEAE* С ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА СССР

S. A. VOLKOVA, K. P. ULANOVA. CHROMOSOME NUMBERS IN SOME SPECIES OF *NELUMBONACEAE* AND *RANUNCULACEAE* FAMILIES FROM THE FAR EAST OF THE USSR

Nelumbonaceae

Nelumbo nucifera Gaertn. (*N. komarovii* Grossh.), **2n=16**. Приморский край, Кировский р-н, в 3 км от пос. Кировского, по дороге к с. Преображенка, «Курбатово озеро», Уланова, 1979 г., № 47 967.[1]

Ranunculaceae

Miyakea integrifolia Miyabe et Tatew., **2n=16**. Сахалин, Ноглинский р-н, в 10 км от пос. Пограничное, гора Дикая (510 м над ур. м.), Уланова, Микулина, 1984 г., № 65 370.

Pulsatilla ajanensis Regel et Til., **2n=16**. Магаданская обл., Хасынский р-н, 150-й км трассы Магадан—Ягодное, окр. пос. Яблоневого, Горовой, Кожемяко, 1985 г., № 70 879.

P. davurica (Fisch. ex DC.) Spreng., **2n=16**. Амурская обл., Свободненский р-н, окр. пос. Климауцы, Бойко, Старченко, 1984 г., № 65 545.

P. multifida (G. Pritz.) Juz., **2n=16**. Амурская обл., Свободненский р-н, окр. пос. Климауцы, Бойко, Старченко, 1984 г., № 65 546.

P. sugawarae Miyabe et Tatew., **2n=16**. Сахалин, Тымовский р-н, окр. пос. Ясного, Уланова, Микулина, 1985 г., № 70 493.

P. turczaninovii Kryl. et Serg., **2n=16**. Амурская обл., Свободненский р-н, окр. пос. Климауцы, Бойко, Старченко, 1984 г., № 65 543.

Clematis brevicaudata DC., **2n=16**. Приморский край, г. Владивосток, п-ов Муравьева-Амурского, близ ж.-д. платформы Чайка, Уланова, 1984 г., № 70 883.

C. hexapetala Pall., **2n=16**. Приморский край, Октябрьский р-н, окр. пос. Чернятино, Горовой, 1985 г., № 70 882.

C. serratifolia Rehd., **2n=16**. Приморский край, г. Владивосток, п-ов Муравьева-Амурского, близ ж.-д. платформы Чайка, Уланова, 1985 г., № 70 884.

Delphinium maackianum Regel, **2n=16**. Приморский край, Кировский р-н, окр. пос. Кировского, Уланова, 1980 г., № 53 572.

Тихоокеанский институт
биоорганической химии ДВНЦ АН СССР,
Владивосток.

Получено 29 XII 1985.

---

[1] Гербарные образцы хранятся в Тихоокеанском институте биоорганической химии (ТИБОХ) ДВНЦ АН СССР, г. Владивосток.

С. А. Волкова, Э. В. Бойко

ЧИСЛА ХРОМОСОМ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ СЕМЕЙСТВА *ASTERACEAE* ИЗ ЮЖНОЙ ЧАСТИ СОВЕТСКОГО ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА

S. A. VOLKOVA, E. V. BOYKO. CHROMOSOME NUMBERS IN SOME SPECIES OF *ASTERACEAE* FAMILY FROM THE SOUTHERN PART OF THE SOVIET FAR EAST

Achyrophorus ciliatus (Thunb.) Sch. Bip., **2n=10**. Приморский край, Надеждинский р-н, окр. пос. Тереховка, Бойко, 1984 г.[1]

Artemisia annua L., **2n=18**. Приморский край, г. Владивосток, сорное, Бойко, 1983 г.

A. argyi Lévl. et Vaniot, **2n=36**. Приморский край, Надеждинский р-н, пос. Алексеевка, вдоль дороги, Бойко, 1985 г.

A. dubia Wall., **2n=54**. Приморский край, г. Владивосток, Академгородок, Бойко, 1985 г.

A. japonica Thunb., **2n=36**. Приморский край, г. Владивосток, бухта Емар, Басаргин, 1985 г.

A. keiskeana Miq., **2n=18**. Приморский край, г. Владивосток, природный лесопарк, Бойко, 1985 г.

A. palustris L., **2n=18**. Амурская обл., Сковородинский р-н, пос. Игнашино, долина р. Амур, Бойко, 1985 г.

A. scoparia Waldst. et Kit., **2n=16**. Приморский край, г. Владивосток, сорное, Бойко, 1985 г.

A. selengensis Turcz. ex Bess., **2n=36**. Приморский край, Хасанский р-н, окр. пос. Андреевка, Бойко, 1981 г.

A. sylvatica Maxim., **2n=16**. Приморский край, г. Владивосток, о. Русский, Басаргин, 1985 г.

Aster alpinus L. s. l., **2n=18**. Амурская обл., Сковородинский р-н, пос. Джалинда, Неверский утес, Бойко, 1985 г.

Grindelia squarrosa (Pursh) Dun., **2n=12**. Приморский край, Хорольский р-н, окр. пос. Хороль, Микулин, 1984 г.

Hieracium umbellatum L., **2n=27**. Амурская обл., Сковородинский р-н, пос. Джалинда, Бойко, 1985 г.

H. virosum L., **2n=27**. Амурская обл., Свободненский р-н, окр. пос. Буссе, Бойко, 1985 г.

Leibnitzia anandria (L.) Turcz., **2n=46**. Приморский край, г. Владивосток, лесопарк в районе 12-го км, Бойко, 1985 г.

Picris hieracioides L., **2n=10**. Приморский край, Надеждинский р-н, луг у пос. Тереховка, Бойко, 1984 г.

P. kamtschatica Ledeb., **2n=10**. Сахалинская обл., о. Кунашир, окр. пос. Головнино, Бойко, 1984 г.

Saussurea pulchella (Fisch.) Fisch., **2n=26**. Амурская обл., Серышевский р-н, окр. пос. Новосергеевка, Бойко, 1983 г.

Scorzonera albicaulis Bunge, **2n=14**. Приморский край, Надеждинский р-н, пос. Тереховка, долина р. Раздольной, Бойко, 1984 г.

Youngia serotina Maxim. (*Paraixeris serotina* (Maxim.) Tzvel.), **2n=10**. Амурская обл., Свободненский р-н, пос. Буссе, каменистые склоны вдоль р. Амур, Бойко, 1985 г.

Тихоокеанский институт биоорганической химии ДВНЦ АН СССР, Владивосток.

Получено 10 II 1986.

---

[1] Гербарные образцы хранятся в Тихоокеанском институте биоорганической химии (ТИБОХ) ДВНЦ АН СССР, г. Владивосток. Образцы не зарегистрированы.

УДК 576.312.3 : 582.675+582.948 (470.1+234.85) Бот. журн., т. 71, № 12.

А. Н. Лавренко, Н. П. Сердитов

ЧИСЛА ХРОМОСОМ НЕКОТОРЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВ *RANUNCULACEAE*, *PAEONIACEAE*, *BORAGINACEAE* С СЕВЕРА ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ СССР И УРАЛА

A. N. LAVRENKO, N. P. SERDITOV. CHROMOSOME NUMBERS IN SOME REPRESENTATIVES OF *RANUNCULACEAE*, *PAEONIACEAE*, *BORAGINACEAE* FAMILIES FROM THE NORTH OF THE EUROPEAN PART OF THE USSR AND THE URALS

Ranunculaceae

Aconitum septentrionale Koelle, **2n=16**. Коми АССР: Троицко-Печорский р-н, 5 км к северо-востоку от впадения р. Хозьи в р. Унью, А. Лавренко, 1985 г., Rn 206 [1]; Удорский р-н, бассейн р. Вашки, левый берег р. Лоптюги, 12 км к юго-юго-востоку от устья р. Чим, А. Лавренко, 1985 г., Rn 207.

Actaea erythrocarpa Fisch., **2n=16**. Коми АССР, Троицко-Печорский р-н, 5 км к северо-северо-востоку от впадения р. Хозьи в р. Унью, А. Лавренко, 1985 г., Rn 208.

Anemonastrum biarmiense (Juz.) Holub, **2n=14**. Коми АССР, Троицко-Печорский район, 5 км к северо-востоку от впадения р. Хозьи в р. Унью, А. Лавренко, 1985 г., Rn 209.

Anemonoides nemorosa (L.) Holub, **2n=30**. Литовская ССР, Капсукский р-н, ст. Юре, А. Лавренко, Н. Лавренко, 1985 г., Rn 210 (w 3980); Ленинградская обл. Лужский р-н, ст. Оредеж, А. Лавренко, 1985 г., Rn 211 (w 4012, 4013, 4020); там же, дер. Бутково, А. Лавренко, Л. Лавренко, 1985 г., Rn 212. **2n=28**; там же, ст. Оредеж, А. Лавренко, 1985 г., Rn 211 (w 4018). **2n=32**; Литовская ССР, Капсукский р-н, ст. Юре, А. Лавренко, Н. Лавренко, 1985 г., Rn 210 (w 3974).

A. ranunculoides (L.) Holub, **2n=32**. Литовская ССР, Капсукский р-н, ст. Юре, А. Лавренко, Н. Лавренко, 1985 г., Rn 213; Ленинградская обл., Лужский р-н, ст. Оредеж, А. Лавренко, 1985 г., Rn 214.

Atragene sibirica L., **2n=16**. Коми АССР, Троицко-Печорский р-н, 5 км к северо-востоку от впадения р. Хозьи в р. Унью, А. Лавренко, 1985 г., Rn 215.

Batrachium trichophyllum (Chaix) Bosch, **2n=32**. Коми АССР, Удорский р-н, бассейн р. Вашки, левый берег р. Лоптюги, 12 км к югу-юго-востоку от устья р. Чим, А. Лавренко, 1985 г., Rn 216.

Caltha arctica R. Br., **2n=32**. Коми АССР, Интинский район, бассейн р. Кожим, 16 км к югу от устья р. Лимбеко-Ю, верхнее плато хр. Малды-Нырд (1300 м над ур. м.), А. Лавренко, И. Прилежаев, 1984 г., Rn 217.

C. palustris L., **2n=32**. Коми АССР: Воркутинский р-н, ст. Полярный Урал, А. Лавренко, 1984 г., Rn 218, Интинский р-н, левый берег р. Кожим, 1 км выше ст. Кожим, А. Лавренко, И. Прилежаев, 1984 г., Rn 219; там же, левый берег р. Кожим, 16 км выше устья р. Лимбеко-Ю, А. Лавренко, И. Прилежаев, 1984 г., Rn 220, 221; Троицко-Печорский р-н, 5 км к северо-востоку от впадения р. Хозьи в р. Унью, А. Лавренко, 1985 г., Rn 222.

Delphinium elatum L., **2n=32**. Коми АССР, Троицко-Печорский р-н, 5 км к северо-востоку от впадения р. Хозьи в р. Унью, А. Лавренко, 1985 г., Rn 223.

Ficaria verna Huds., s. l., **2n=24**. Коми АССР, Троицко-Печорский р-н: верх. течение р. Печоры, 14 км к юго-востоку от устья р. Большой Шежим, А. Лавренко, 1984 г., Rn 224; там же, устье р. Большая Шайтановка, А. Лавренко, 1984 г., Rn 225. **2n=32**. Литовская ССР, Капсукский р-н, ст. Юре, А. Лавренко, Н. Лавренко, 1985 г., Rn 226; Ленинградская обл., Лужский р-н, ст. Оредеж, А. Лавренко, 1985 г., Rn 227.

---

[1] Все процитированные образцы хранятся в Гербарии Института биологии Коми филиала АН СССР в Сыктывкаре (SYCO).

Hepatica nobilis Mill., **2n=14**. Литовская ССР, Капсукский р-н, ст. Юре, А. Лавренко, Н. Лавренко, 1985 г., Rn 228. Ленинградская обл., Лужский р-н, дер. Бутково, А. Лавренко, Л. Лавренко, 1985 г., Rn 229.

Ranunculus borealis Trautv., **2n=14**. Коми АССР: Троицко-Печорский р-н, 5 км к северо-востоку от впадения р. Хозьи в р. Унью, А. Лавренко, 1985 г., Rn 231; Воркутинский р-н, окр. пос. Цементнозаводский, А. Лавренко, 1984 г., Rn 234.

R. hyperboreus Rottb., **2n=32**. Коми АССР, Воркутинский р-н, 7 км к востоку от пос. Комсомольск, А. Лавренко, 1984 г., Rn 233.

R. monophyllus Ovcz., **2n=32**. Коми АССР, Троицко-Печорский р-н: 6 км к юго-востоку от устья р. Большой Шежим, правый берег р. Печоры (верхнее течение), А. Лавренко, 1984 г., Rn 235; там же, 5 км к северо-востоку от впадения р. Хозьи в р. Унью, А. Лавренко, 1985 г., Rn 236.

R. propinquus C. A. Mey., **2n=28**. Коми АССР, Троицко-Печорский р-н, левый берег р. Сойвы, пос. Ниж. Омра, А. Лавренко, 1984 г., Rn 232 (11 образцов).[2]

R. repens L., **2n=32**. Коми АССР: Интинский р-н, правый берег р. Кожим, 17 км выше устья р. Лимбеко-Ю, А. Лавренко, И. Прилежаев, 1984 г., Rn 203; Интинский р-н, левый берег р. Кожим, 1 км выше ст. Кожим, А. Лавренко, И. Прилежаев, 1984 г., Rn 204; Троицко-Печорский р-н, 5 км к северо-востоку от впадения р. Хозьи в р. Унью, А. Лавренко, 1985 г., Rn 205.

R. reptans L., **2n=32**. Свердловская обл., Ивдельский р-н, 2 км к юго-востоку от горы Отыртэн, оз. Лунтхусаптур (исток р. Лозьвы), А. Лавренко, 1985 г., Rn 237.

R. sulphureus C. J. Phipps, **2n=64**. Коми АССР: Интинский р-н, бассейн р. Кожим, 16 км к югу от устья р. Лимбеко-Ю, верхнее плато хр. Малды-Нырд (1300—1400 м над ур. м.), А. Лавренко, И. Прилежаев, 1984 г., Rn 238; Троицко-Печорский р-н, водораздел рек Печоры и Уньи, хр. Маньёмки, 10 км к северо-северо-востоку от устья р. Хозьи, 750 м над ур. м., А. Лавренко, Г. Железнова, 1985 г., Rn 239.

Trollius apertus Perf. ex Igoschina, **2n=16**. Коми АССР, Воркутинский р-н, 4 км к югу от ст. Полярный Урал, А. Лавренко, 1984 г., Rn 240.

Paeoniaceae

Paeonia anomala L., **2n=10**. Коми АССР: Троицко-Печорский р-н, верхнее течение р. Печоры, 14 км к юго-востоку от устья р. Большой Шежим, А. Лавренко, 1984 г., Pn 2; там же, правый берег р. Печоры (верхнее течение), 2 км ниже устья р. Елимы, А. Лавренко, 1984 г., Pn 3; там же, правый берег р. Печоры (верхнее течение), устье р. Большой Шайтановки, А. Лавренко, 1984 г., Pn 4; там же, 5 км к северо-северо-востоку от впадения р. Хозьи в р. Унью, южный макросклон хр. Маньёмки, Лавренко, 1985 г., Pn 5.

Boraginaceae

Pulmonaria obscura Dumort., **2n=14**. Ленинградская обл., Лужский р-н, дер. Бутково, берег р. Оредеж, А. Лавренко, Л. Лавренко, 1985 г., Br 1.

ЛИТЕРАТУРА

Лавренко А. Н., Сердитов Н. П. Числа хромосом представителей семейства *Ranunculaceae* северо-востока европейской части СССР (Коми АССР) и Тюменской области. — Бот. журн., 1984, т. 69, № 4, с. 555—556. — *Лавренко А. Н., Сердитов Н. П.* Кариосистематическое исследование представителей семейств *Ranunculaceae* и *Paeoniaceae* на северо-востоке европейской части СССР. — Бот. журн., 1985, т. 70, № 10, с. 1346—1354.

Институт биологии Коми филиала АН СССР,
Сыктывкар.

Получено 10 III 1986.

[2] Ранее образцы из этой популяции мы определяли как гибридные: *Ranunculus acris* L.×*R. borealis* Trautv. (Лавренко, Сердитов, 1984, 1985). Как выяснилось, признаки предполагаемых гибридов совпадают с таковыми *R. propinquus*, что может служит доводом в пользу признания гибридной природы последнего.

ПОТЕРИ НАУКИ

УДК 92 (47+57)

ЛЮБОВЬ МАНУЧАРОВНА КЕМУЛЯРИЯ-НАТАДЗЕ (1891—1985)

I. MANDENOVA. LYUBOV MANUCHAROVNA KEMULARIYA-NATHADZE (1891—1985)

19 февраля 1985 г. скончалась Любовь Манучаровна Кемулярия-Натадзе — выдающийся исследователь флоры Кавказа, заслуженный деятель науки Грузинской ССР, доктор биологических наук, профессор, старший научный сотрудник Института ботаники АН ГССР.

Л. М. Кемулярия (с 1921 г. Кемулярия-Натадзе) родилась в сел. Зуби (Западная Грузия). После окончания гимназии в г. Кутаиси в 1910 г. она поступила на Тифлисские высшие женские курсы, переименованные позднее в Закавказский университет; в 1916 г. окончила естественный факультет этого учебного заведения, а в 1925—1926 гг. прослушала лекции на последнем курсе биологического отделения педагогического факультета Государственного университета Грузии.

Л. М. прошла большой жизненный и трудовой путь, ее научная деятельность была тесно связана с Тифлисским ботаническим садом и Тбилисским ботаническим институтом (Институт ботаники АН ГССР).

В 1911 г. она начала работать в Тифлисском ботаническом саду в качестве стажера, а с 1913 г. и до момента реорганизации сада в 1933 г. непрерывно работала в нем, вначале в должности помощника ученого хранителя Гербария, а с 1918 г. — заведующего Гербарием. В 1933 г. Л. М. перешла в Тбилисский ботанический институт на должность старшего научного сотрудника отдела систематики и географии растений, где оставалась до 1980 г. С 1980 г. до последних дней жизни Л. М. являлась научным консультантом института.

Одновременно с научной работой Л. М. занималась педагогической деятельностью, читала лекции в Тбилисском государственном университете и в ряде высших учебных заведений г. Тбилиси.

С первых лет работы определилось направление научной деятельности Л. М. — изучение систематики высших растений, начатое и продолженное под руководством крупного систематика и ботанико-географа Д. И. Сосновского.

Первая печатная работа Л. М. «К систематике кавказских представителей родов *Galatella* и *Linosyris*» была опубликована в 1926 г.[1] В дальнейшем она продолжила изучение сложноцветных и опубликовала критические обзоры родов *Aster* и *Solidago*. В 1941 г. Л. М. защитила кандидатскую диссертацию «К систематике кавказских представителей рода *Aster*».

Много творческого труда вложила Л.М. в издание «Флора Грузии» (1941—1952), ей принадлежат обработки таких сложных семейств, как *Amaryllidaceae*, *Iridaceae*, *Paeoniaceae*, *Ranunculaceae*, *Polygalaceae*, *Hypericaceae*, *Scrophulariaceae* и ряда родов из сем. *Asteraceae*, она является одним из основных авторов этого коллективного труда.

Для 2-го издания «Флоры Грузии» Л. М. обработала семейства *Paeoniaceae* и *Lauraceae* (1973), сем. *Polygalaceae* совместно с М. Давлианидзе и сем. *Hypericaceae* совместно с Ц. Гвиниашвили (1983).

[1] Библиография работ Л. М. Кемулярия-Натадзе за период с 1926 по 1980 г. была опубликована в статье «Любовь Манучаровна Кемулярия-Натадзе (к 90-летию со дня рождения)» (Зап. по систем. и геогр. растений (Тбилиси, вып. 38).

Как крупный систематик Л. М. была приглашена в качестве соавтора при составлении ряда изданий: «Флора Абхазии», «Флора окрестностей Тбилиси», «Флора Азербайджана», «Флора Кавказа», 2-е изд. Для этих трудов ею обработаны группы, сложные в систематическом отношении.

Углубленная критическая обработка сложных групп внесла много нового в изучение флоры Кавказа, особо должны быть отмечены исследования Л. М. по систематике родов *Galanthus*, *Iris*, *Paeonia*, *Corylus*, *Ranunculus*, *Polygala*, *Scrophularia*. Она установила внутривидовые подразделения, внесла изменения в систему многих родов, описала новые виды. Цикл работ Л. М., посвященных исследованию сем. *Ranunculaceae*, лег в основу ее докторской диссертации «Раналиевые Кавказа и их таксономия», защищенной в 1965 г.

Л. М. является автором более 100 работ, в них ярко проявился ее талант систематика: установлен новый род *Paederotella*, открыты и описаны 80 новых для науки видов, описан ряд внутриродовых и внутривидовых таксонов.

Заслуживает быть отмеченной еще одна грань творческой деятельности Л. М. — экспедиции и ботанические экскурсии по Кавказу, преимущественно по Грузии, которые она возглавляла многие годы. Ею собраны ценные коллекции, содержащие ряд интересных и новых для науки видов.

Имя Л. М. как крупного ботаника-систематика широко известно в нашей стране и за ее пределами, в ее честь описаны 20 видов и один род *Kemulariella*.

За заслуги в научной и общественной деятельности Л. М. была награждена орденом Ленина и орденом Трудового Красного Знамени, несколькими медалями и почетной грамотой Верховного Совета ГССР.

Нельзя не сказать о личности Л. М. Обладая высокими душевными качествами, она отдавала много сил своим ученикам, будучи доброжелательным человеком, от души радовалась научным успехам своих младших коллег.

Принципиальность, доброта, чуткое отношение к людям, готовность поделиться своим большим опытом и знаниями — таковы характерные черты Л. М.

Светлая память о Л. М. сохранится в сердцах всех, кто знал ее.

Дополнительный список работ: 1983. Сем. *Polygalaceae*. — В кн.: Флора Грузии. Тбилиси: Мецниереба, т. 8, с. 121—125. (Совместно с М. Давлианидзе). Сем. *Hypericaceae*. — Там же, с. 311—335. (Совместно с Ц. Гвиниашвили). — 1985. Ботаническая география и флора Рача-Лечхуми. Тбилиси: Мецниереба. 147 с. (Совместно с Р. И. Гагнидзе).

И. Манденова.

Институт ботаники АН ГССР.

Получено 5 V 1985.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 581.9 (567)

Flora of Iraq. Volume Eight. Monocotyledons excluding ***Gramineae*** / Edited by C. C. Townsend and Evan Guest with the collaboration of S. A. Omar, A. H. Al-Khayat and the staff of the Botany Department of the Ministry of Agriculture and Agrarian Reform. Baghdad. The Whitefriars Press Ltd, Tonbridge. Ministry of Agriculture and Agrarian Reform of Republic of Iraq. — Baghdad, 1985 : IX+440 p., 92 pl.+frontispiece, 9 maps. (**Флора Ирака. Том 8. Однодольные, исключая злаки** / Под редакцией Клиффорда Таунсенда и Эвана Геста. 1985)

E. V. MORDAK. (*A REVIEW*)

«Flora of Iraq» начала выходить в 1966 г. В этом же году под редакцией M. Zohary и N. Feinbrun-Dothan увидел свет 1-й том издания «Flora Palaestina» и 1-й том труда P. Mouterde «Nouvelle flore du Liban et de la Syrie». Несколько ранее — в 1963 г. — K. H. Rechinger в Вене предпринял обширное издание «Flora Iranica» (выходит отдельными выпусками), а в 1965 г. P. H. Davis в Эдинбурге начал составление монументальной сводки «Flora of Turkey». Упомянутые выше и другие издания, предпринятые в 70-х годах, свидетельствуют о необычайно возросшем интересе к флорам стран Ближнего и Среднего Востока. Причина кроется в огромном количестве нового материала, который надлежало рассмотреть с современных позиций систематики и ботанической географии. До этого основной сводкой по флорам стран Ближнего и Среднего Востока служила превосходная классическая работа E. Boissier «Flora Orientalis» (1867—1888), за столетие, однако, сильно устаревшая.

Различные аспекты изучения флоры и растительности стран Юго-Западной Азии обсуждались на двух симпозиумах, состоявшихся в Эдинбурге в июне 1970 и в сентябре 1985 гг., в которых участвовали многие авторы из перечисленных выше изданий.

Рецензируемая «Flora of Iraq» — капитальное многотомное издание, осуществленное с учетом последних достижений современной флористики и систематики, но также с небольшой долей консерватизма в понимании преимущественно надвидовых таксонов. Кратко упомянем о томах, предшествующих 8-му.

Том I. (Volume One. Introduction to the Flora by Evan Guest with assistance from Ali al-Rawi, 1966 : XVI+212 p., 51 illustr. (maps, tables, drawings).

Этот том — вводный ко всему изданию. Он содержит обширную и разнообразную информацию, в том числе краткие сведения по геологии, почвам и климату Ирака. Для ботаников важны следующие разделы: указатель географических названий (gazetteer), упомянутых на этикетках и в литературе; данные о растительности и обоснование ботанико-географического деления страны; очерк истории ботанического исследования; расшифровка условных знаков и сокращений; выборочная библиография.

Том II. (Volume Two. Edited by C. C. Townsend and Evan Guest with the collaboration of Ali al-Rawi, 1966 : VIII+184 p., 3 fig., 32 plates+frontispiece).

Том начинается характеристикой классификации цветковых растений по J. Hutchinson (1959), принятой в этой «Флоре». Затем даются список семейств и ключи для их определения.

Порядок семейств второго тома: *Pteridophyta* (с. 53—80, F. Ballard), *Spermatophyta*, *Gymnospermae* (с. 81—100, R. A. Blakelock), *Angiospermae*, класс

Dicotyledoneae, подкласс *Lignosae*, порядок *Rosales*, сем. *Rosaceae* (с. 100—171, R. D. Meikle).

Том IX. (Volume Nine, edited by C. C. Townsend, E. Guest and Ali al-Rawi, *Gramineae* by N. L. Bor, 1968 : VI+588 p., 212 plates+frontispiece).

Обработка злаков (автор Bor) включает 26 триб и 109 родов (с. 1—560).

Том III. (Volume Three, edited by C. C. Townsend and E. Guest with the collaboration of the Botany Directorate of the Ministry of Agriculture and Agrarian Reform, Baghdad. *Leguminales* by C. C. Townsend, 1974 : VII+662 p., 6 maps, 111 plates+frontispiece).

Порядок *Leguminales*, который обработал C. C. Townsend, включает семейства *Caesalpiniaceae* (9 родов), *Mimosaceae* (5 родов) и *Papilionaceae* (46 родов) (с. 1—601).

Том IV, части 1 и 2 (Volume Four Part One *Cornaceae* to *Rubiaceae*, Part Two *Bignoniaceae* to *Resedaceae* edited by C. C. Townsend and E. Guest with the collaboration of S. A. Omar and the staff of the Botany Directorate of the Ministry of Agriculture and Agrarian Reform, Baghdad, 1980 : IX+627 p. (part one), 628—1199 p. (part two), 12 maps, 194 plates+frontispiece).

В составлении этого тома участвовали 23 ботаника из 10 стран, в том числе и иракские. Часть 1. *Cornaceae—Rubiaceae*: обработаны 58 семейств из подкласса *Lignosae*. Часть 2. *Bignoniaceae—Resedaceae*: обработаны 17 семейств, из которых *Bignoniaceae*, *Pedaliaceae*, *Ehretiaceae* и *Verbenaceae* относятся к подклассу *Lignosae*, а остальные, начиная с сем. *Paeoniaceae*, — к подклассу *Herbaceae*.

Том VIII. Однодольные, исключая злаки.

В него вошли 23 семейства, в обработке которых приняли участие 12 авторов. Подкласс *Calyciferae* объединяет 10 семейств (с. 1—42). Это в основном водно-болотные растения, большинство из которых обработал J. E. Dandy. В подклассе *Corolliferae* — 11 семейств. Из них самые крупные *Liliaceae* (с. 42—183), *Iridaceae* (с. 226—257) и *Orchidaceae* (с. 267—310).

Liliaceae (кроме рода *Muscari*) обработал выдающийся норвежский ботаник и знаток лилейных Юго-Западной Азии Per Wendelbo. Эта работа вышла из печати уже после кончины автора.

На примере лилейных ознакомимся с планом «Флоры Ирака». После названия семейства, основной литературы и краткой характеристики указываются общее число родов и видов и число родов в Ираке — здесь 21 род, включая род *Allium*, отнесенный Hutchinson к сем. *Amaryllidaceae*. Далее следует примечание о практическом использовании некоторых представителей в качестве декоративных и съедобных растений. Перечисляются также культивируемые растения (виды рода *Aloe* и др.). Ключ для определения родов составлен с учетом только иракских видов. Семейство начинается с рода *Colchicum*. Для рода даются цитата его первоописания, синонимы (*Merendera* Ram.), приводятся основная литература, краткая характеристика рода, общее число видов и число видов в Ираке (их 6), примечание (объясняется происхождение названия), а также практическое использование как лекарственного растения у разных народов с самых древних времен и как декоративного, со ссылками на L. Bailey (1930) и F. Chittenden (1951). Ключи для определения видов дихотомические, ступенчатые, как принято в современных английских «Флорах». Для родов *Colchicum*, *Ornithogalum* и *Bellevalia* имеются ключи для определения видов также и по плодам. При видах цитируются их первоописание, основная литература и синонимы. После описания вида даются его местообитание с указанием высотного диапазона, время цветения и плодоношения, распространение в Ираке с цитацией изученных гербарных образцов, ареал, примечание (местные названия и использование населением) и различные замечания. Наиболее крупный по числу видов — род *Allium* (39 видов), остальные роды — по 10 или менее видов. Обработку некоторых видов из родов *Scilla*, *Ornithogalum*, *Bellevalia* автор считает предварительной из-за отсутствия наблюдений в природе и изучения живого материала. Интерес представляют 2 рода. Род *Alrawia* (Wendelbo) K. Persson et Wendelbo — курдо-загросский эндемик, один из двух видов которого (*A. nutans*) приурочен к Северному Ираку, другой (*A. bellii*) — к Западному Ирану. Восточно-азиатский род *Notholirion* Wall. ex Boiss.

имеет в Ираке западный предел своего ареала. Один из 5 видов рода — *N. koeiei* Rech. f. — встречается в Западном Иране и был найден в Ираке (на границе с Ираном).

Род *Muscari* s. l. (5 видов) обработал D. Stuart. Он ошибочно приводит *M. tenuiflorum* для Крыма, а *M. comosum* и *M. inconstrictum* — для Кавказа. По сравнению с флорами Турции или Ирана число эндемичных видов в родах здесь минимальное, по одному виду или их нет совсем. Лилейные богато иллюстрированы. На них приходится треть общего для тома числа рисунков. Даны карты распространения в Ираке 12 видов.

Сем. *Iridaceae* (4 рода, 21 вид) обработал знаток этой группы B. Mathew; сем. *Orchidaceae* (9 родов, 22 вида) — J. J. Wood.

Подкласс *Glumiflorae* включает 2 семейства: *Juncaceae* (1 род, 16 видов), автор S. Snogerup (с. 310—330), и *Cyperaceae* (13 родов, 57 видов), автор Sh. Hooper (с. 331—406).

В отношении объема вида авторы занимают умеренную позицию, в ряде случаев признают подвиды и разновидности. В этом томе, как и в других, цитируется советская ботаническая литература. К сожалению, подавляющее большинство фамилий русских и советских авторов вопреки существующей традиции транслитерировано во «Флоре Ирака» иначе, чем это сделано самими авторами. Как и предыдущие тома, этот том заканчивается разделами: новые номенклатурные изменения, указатель ботанических названий, общий указатель, Corrigenda и Addenda (с. 407—440).

«Флора» превосходно издана, тома удобного формата. Удачно подобраны шрифты. Отлично сделаны рисунки, при которых цитируется гербарный экземпляр.

Итак, уже вышли из печати 1—4 и 8, 9 тома «Flora of Iraq», готовятся к печати последние с 5 по 7 — семейства двудольных подкласса *Herbaceae*. Выход этого издания — большое достижение для страны, которая до 1918 г., находясь в составе Османской империи, не имела ботанических учреждений. Первую попытку сообщить населению сведения о местных растениях сделал E. Guest. Он же в 30-х годах приступил к созданию национального гербария (теперь их три — BAG, BUH и BUNH). E. Guest — основной автор вводного тома «Flora of Iraq», а также в последующих томах разделов распространение, народные названия и использование растений. Издаваемая министерством сельского хозяйства «Flora of Iraq» первоочередной задачей имеет инвентаризацию растений именно для оценки растительных ресурсов, для выявления полезных растений, поэтому рецензируемая работа представляет интерес не только для ботаников, но и для специалистов прикладных дисциплин.

Е. В. Мордак.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 25 XII 1985.

УДК 581.45 : 581.84 Бот. журн., т. 71, № 12

Photosynthesis during leaf development / Editor Z. Šesták. — Praha: Academia, 1985, 396 p. (Фотосинтез в ходе развития листа / Под ред. З. Шестака, 1985)

YU. V. GAMALEY. (*A REVIEW*)

Коллективом чехословацких анатомов и физиологов под руководством профессора Z. Šesták составлена фундаментальная сводка данных о развитии фотосинтетической функции в ходе жизни листа. Эта работа подводит итог многолетним оригинальным исследованиям пражской школы фотосинтетиков и обобщает литературный материал, накопленный благодаря интенсивному изучению развития листа и его фотосинтеза физиологами многих стран и научных школ.

Публикация является одной из первых в мировой литературе сводных работ по проблеме, имеющей и теоретический, и прикладной интерес. Ее появление знаменует собой завершение определенного этапа в онтогенетических исследованиях фотосинтеза и позволяет проанализировать современное состояние, проблемы и перспективы исследований в этой области.

Построение книги в целом удачно: проблемы рассматриваются от более общих к частным, изложение структурных изменений сменяется описанием функциональных, в результате все аспекты развития фотосинтетической активности листа оказываются охваченными и могут быть легко найдены читателем в тексте в случае его избирательного интереса к обсуждаемым вопросам.

Книга состоит из 10 глав, написанных разными авторами. Первая глава посвящена структурному развитию листа. Она содержит подробную характеристику изменчивости его морфологических и анатомических признаков в ходе развития. На большом материале показано, что общая для всех растений программа структурного развития листа может иметь множество конкретных вариантов в связи с разной экологией. Действие факторов внешней среды имеет сходный эффект у представителей разных таксономических групп высших растений. В этой же главе приведены данные о распределении хлоропластов в листе и возрастных изменениях этого признака. Вторая глава специально посвящена вопросам хлоропластного развития. Кратко даны классификация типов пластид листа и общие направления их развития в листьях трав, листопадных и вечнозеленых деревьев, у растений с C_3, C_4 и CAM фотосинтезом. В следующих двух главах описаны возрастные изменения пигментной системы и оптических свойств листа. Для нескольких наиболее распространенных экологических и габитуальных групп высших растений приведены данные о последовательности изменения состава пигментов по стадиям развития листа. Далее в пяти главах разбираются возрастные изменения отдельных звеньев фотосинтетического и фотодыхательного циклов. Здесь же содержится информация о том, в каких направлениях меняется влияние внешних факторов, контролирующих фотосинтез и фотодыхание, на разных фазах развития листа. В последней, 10-й главе обсуждаются механизмы согласования возрастных изменений на разных уровнях организации листа и доля их участия в интегральном процессе его роста и старения. Главное внимание уделено корреляциям фотосинтетической функции с ультраструктурой хлоропластов, содержанием пигментов, активностью ферментных систем, дыханием, транспирацией, оттоком ассимилятов из листа.

Издание иллюстрировано большим числом схем, графиков и таблиц, демонстрирующих особенности возрастных изменений фотосинтеза у разных растений, и содержит обширную библиографию, включающую практически все работы по онтогенетическому аспекту фотосинтеза. Для специалистов, уже работающих над проблемами возрастных изменений структуры и функции листа высших растений, книга полезна как обзорная работа, венчающая разносторонние по объектам и методам исследования в этом направлении, для вновь приступающих к исследованиям в этой области — как справочное и библиографическое пособие, облегчающее ориентацию в колоссальной по объему литературе.

Книга несомненно заслуживает внимания ботаников, интересующихся проблемами развития растений, фотосинтетической их активностью, продуктивностью, и будет принята ими с благодарностью. Единственный ее недостаток, на наш взгляд, — в слишком уж беспристрастном стиле изложения литературных данных. Некоторые разделы составлены таким образом, что выяснить отношение авторов к обсуждаемым вопросам не всегда возможно. Это не снижает ценности книги для справочных целей. Но более острый полемический стиль, вероятно, мог бы содействовать еще более высокому читательскому интересу.

Ю. В. Гамалей

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 10 IV 1986.

УДК 019.941 : 002.01 : 58 (470.40/.43) Ест. журн., т. 71, № 12

В. В. Благовещенский, Ю. А. Пчёлкин, Н. С. Раков, В. В. Старикова, В. С. Шустов. Определитель растений Среднего Поволжья / Отв. ред. В. В. Благовещенский. — Л.: Наука, 1984. 392 с. Т. 4300. Ц. 2 р. 80 коп.

V. I. MATVEYEV, T. I. PLAXINA. *V. V. BLAGOVESHCHENSKY, Yu. A. PCHELKIN, N. S. RAKOV, V. V. STARIKOVA, V. S. SHUSTOV*. MANUAL OF PLANTS IN THE MIDDLE VOLGA AREA / THE CHIEF EDITOR V. V. BLAGOVESHCHENSKY. — L.: NAUKA, PUBLISHERS, 1984, 392 p.

Вышел в свет «Определитель растений Среднего Поволжья», написанный коллективом сотрудников кафедры ботаники Ульяновского государственного педагогического института им. И. Н. Ульянова. В его основу положены материалы многолетних исследований сосудистых растений Ульяновской обл., проведенных самими авторами, с привлечением сведений, имеющихся в литературе.

В книге имеются таблицы для определения 1366 видов высших растений, произрастающих в настоящее время на территории Ульяновской обл. или отмеченных в ее пределах в недалеком прошлом. Кроме того, в нее включены сорные и рудеральные растения, а также представители культурных растений, склонных к натурализации в местных условиях, которые за последние годы получили широкое распространение. Не ограничившись только составлением определительных таблиц, авторы привели такие важные сведения, как размеры растений, время их цветения, жизненная форма, практическое значение, краткие характеристики местообитания и распространение в пределах области. Для видов редких и исчезающих дана их природоохранная оценка, а для наиболее редких отмечены конкретные пункты произрастания. Книга завершается указателем русских и латинских названий семейств, родов и видов, которые приведены в соответствии с последней флористической сводкой С. К. Черепанова «Сосудистые растения СССР» (1981).

Важно, что «Определитель» рассчитан не только на специалистов-ботаников, но и на широкий круг читателей — учителей биологии и географии, студентов и всех интересующихся изучением местной флоры.

В целом книга производит самое благоприятное впечатление. Она написана на высоком научном уровне, в основу ключей взяты четкие, легко различимые признаки, с ней легко и удобно работать.

К сожалению, эта ценная и нужная книга не лишена некоторых недостатков, в ряде случаев очень досадных. Так, в определительных таблицах на с. 13, в ступени 55 теза гласит: «Тч. больше 12, иногда они в неопределенном числе». Согласно этому признаку, невозможно определить род *Alisma* из сем. *Alismataceae*, для представителей которого характерно наличие 6 тычинок. В ключе рода *Dianthus* ступень 1 содержит неправильную ссылку на тезу и антитезу. Теза посылает на вторую ступень, а антитеза — на пятую. На самом же деле должно быть наоборот. Аналогичный случай имеет место на с. 104, где в ключе рода *Salix* ступень 6 также дает неправильную посылку: цифру 7 у тезы и цифру 16 у антитезы нужно поменять местами.

В книге имеются некоторые морфологические неточности. При определении видов рода *Tanacetum* (с. 257) в антитезе ступени 2 сказано «Корзинки в б. м. густом щитковидном соцветии». Этот признак подходит к *T. millefolium* (L.) Tzvel., но не может относиться к видам *T. uralense* (Krasch.) Tzvel. и *T. sclerophyllum* (Krasch.) Tzvel. (Маевский, 1964). На с. 339 при описании ковыля узколистного размеры язычков у листьев — до 3 мм дл., у стеблевых листьев — до 2 мм дл., тогда как эти размеры должны быть в десять раз меньше — соответственно 0.3 и 0.2 мм («Флора европейской части СССР», 1974).

Имеются некоторые неточности в сведениях о распространении ряда видов растений. Например, в отделе папоротникообразных пропущен *Dryopteris carthusiana* (Vill.) H. P. Fuchs (*D. spinulosa* (Sw.) Watt), который был собран в 1982 г. Т. И. Плаксиной в Сызранском р-не Куйбышевской обл. на границе с Ульяновской обл. в смешанном лесу по р. Усе. *Dianthus volgicus* Juz. является эндемиком Среднего Поволжья. Он характерен для сухих травянистых боров с песчаной почвой. Указание о его распространении по всем районам Ульянов-

ской обл. вызывает сомнение. По-видимому, ошибочным является также указание о произрастании *Helianthemum rupifragum* A. Kerner на меловых обнажениях около с. Зыково (с. 83). В Среднем Поволжье данный вид обитает на пермских известняках Жигулевской возвышенности, а для мелового субстрата характерен эндемичный вид *H. cretaceum* (Rupr.) Juz. ex Dobrocz.

Мы считаем, что для *Thymus cimicinus* Blum ex Ledeb. неточен синоним. Им должен быть не *Th. zheguliensis* Klok. et Shost., а *Th. dubjanskii* Klok. et Shost., который характерен для меловых субстратов Среднего Поволжья. Согласно нашим исследованиям, *Th. zheguliensis* приурочен к пермским известнякам казанского яруса Жигулевской возвышенности. Еще раньше на это указывал И. И. Спрыгин (1934), точку зрения которого мы разделяем. Морфологически и экологически данные виды различаются. Кроме того, на их несходство указывают данные хроматографии флавоноидов, полученные в Куйбышевском медицинском институте (Плаксина и др., 1982).

В Определителе указан один вид боярышника — *Crataegus sanguinea* Pall. (с. 129). Наши исследования показали, что в южных районах Ульяновской обл. вдоль Волги на границе с Саратовской обл. произрастает и другой вид — *C. wolgensis* Pojark., являющийся эндемиком восточной части Приволжской возвышенности в пределах Среднего Поволжья. Сомнительно указание на нахождение *Elytrigia pruinifera* Nevski (с. 362), произрастание которого оспаривается даже для Жигулей.

В последующем издании Определителя желательно привести изображения хотя бы некоторых, наиболее характерных в Ульяновской обл. видов, а в его конце дать список немногочисленных, по словам авторов, литературных источников.

Само название книги не совсем точно отражает ее содержание, так как она «написана на основании многолетних исследований авторов по флоре сосудистых растений Ульяновской обл. . .» (с. 3), а как известно, Ульяновская обл. не является синонимом Среднего Поволжья.

В целом же, несмотря на имеющиеся отдельные недостатки, выход в свет этой нужной и полезной книги следует всячески приветствовать, тем более что ее значение как определителя не ограничивается только Ульяновской обл., так как большинство описанных в ней видов растений произрастает на всей территории Среднего Поволжья.

ЛИТЕРАТУРА

Маевский П. Ф. Флора средней полосы европейской части СССР. Л.: Колос, 1964. 880 с. — *Плаксина Т. И., Куркин В. А., Кривенчук П. Е.* О филогении некоторых видов рода *Thymus* sp. Средневолжского края. — В кн.: Филогения высших растений. М.: Наука, 1982, с. 104—105. — *Спрыгин И. И.* Выходы пород татарского яруса пермской системы в Заволжье как один из центров видообразования в группе калькофильных растений. — Сов. бот., 1934, № 4, с. 61—74. — *Флора* европейской части СССР. Л.: Наука, 1974, т. 1. 404 с.; 1979, т. 4. 355 с. — *Флора* юго-востока европейской части СССР. М.; Л.: Гос. изд-во сельскохоз. и колх.-коопер. лит., 1931. т. 5. 839 с. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с.

В. И. Матвеев, Т. И. Плаксина.

Куйбышевский государственный педагогический институт,
Куйбышевский государственный университет.

Получено 8 IV 1985.

Ecosystems of the World. Mires: swamp, bog, fen and moor. 4 A. General studies. Ed. by A. P. Gore. Amsterdam etc.: Elsevier scientific publishing company. 1983. 440 p. (Основные итоги и проблемы в изучении болот мира по книге «Экосистемы мира. Болота: лесные, сфагновые, травяные и иных типов. 4 А. Общие проблемы». Ред. А. П. Гор)

E. A. GALKINA, M. S. BOCH. (*A REVIEW*)

В 1977 г. одно из крупнейших научных издательств мира «Эльзевир» начало выпускать 29-томное издание «Экосистемы мира», в котором рассматриваются как наземные, так и водные экосистемы нашей планеты. Каждый том посвящен определенным экосистемам: тундровым, травяным, пустынным и другим. Некоторые типы экосистем описаны в двух томах: А и Б. К участию в этой работе привлечены специалисты из многих стран. Главным редактором всей серии является известный эколог Д. Гудолл (Австралия). В настоящее время опубликовано около половины запланированных томов, в их числе 4А и 4Б, посвященные экосистемам болот (под редакцией английского эколога А. П. Гора, умершего во время подготовки работы к печати; поэтому окончательное редактирование было выполнено Гудоллом, а оба тома посвящены памяти А. П. Гора). В составе авторского коллектива 33 ученых 14 стран, в том числе М. С. Боч и В. В. Мазинг из СССР. Том 4А включает методические вопросы изучения природы болот и состоит из 11 глав. В 13 главах тома 4Б дана региональная характеристика болот мира: Великобритании (J. Taylor), Финляндии (R. Ruuhijärvi), Швеции (H. Sjörs), СССР (Боч и Мазинг), Австралии (E. Campbell), Малайзии (J. Anderson), США (R. Hofstetter), Канады (S. Zoltai, F. Pollet), Бразилии (средней Амазонки) (W. Junk), южной оконечности Южной Америки (E. Pisano), Африки (K. Thompson, A. Hamilton). В двух последних главах рассматриваются изменение болот под влиянием человека и их будущее.

В данном обзоре остановимся только на томе 4А. Глава «Введение» написана Гором и посвящена вопросам терминологии и классификации болот. К болотам (mire, moor) следует относить увлажняемые пресными водами территории, для большей части которых характерно накопление органического вещества, отлагающегося в виде торфа. Заболоченные территории, питающиеся солеными водами, — марши, мангровые заросли — рассматриваются в других томах.

В приложении к главе дан словарь терминов на английском языке (с приведением синонимов на немецком, финском, шведском) для типов болот, торфяных отложений и разных болотных характеристик. Для обозначения болот предложен термин mire, включающий как верховое болото (bog), так и низинное (fen). Термин swamp часто используют в том же смысле, что и mire, хотя лучше им называть лесные низинные болота. Термин marsh относится не к болотным образованиям, а к категории сырых земель (wetland), где торфообразования не происходит. Далее рассмотрена классификация болот по разным принципам.

1. Классификация болот по форме поверхности включает их разделение на верховые и низинные. Среди первых, согласно H. Osvald (1925), различают лесные континентальные (Waldhochmoore), прибалтийские, атлантические (плоские) и болота-плащи. В низинных болотах выделен тип аапа. На карте (Moor, Bellamy, 1974) приведено распределение этих типов в Европе. Критические замечания к карте сделаны H. Sjörs. С ними вполне можно согласиться, тем более что для территории СССР распределение типов болот показано неправильно: аапа-болота не занимают в Коми АССР и Архангельской обл. такого же ведущего положения, как в Карелии и Финляндии; не показана провинция Прибеломорских верховых болот; болота востока Европы отнесены к атлантическим (плоским), тогда как они континентальные (выпуклые), и т. п. Кроме того, не указано, что главным фактором, влияющим на зарождение и формирование болот, является среда, в которой происходило их развитие.

2. В основе классификации болот по химическому составу питающих их вод лежит разделение на омбротрофные и минеротрофные, богатые питательными веществами (fens). Термины «олиготрофный» и «евтрофный» употреблять не

рекомендуется. В таблице приводится состав дождевых и стоковых вод, участвующих в питании болот различных районов мира.

3. Классификация болот по фитосоциологическому принципу основана на составе растительных сообществ и широко используется в ряде стран. Отрицательным моментом является широкая экологическая амплитуда ряда доминантов и эдификаторов. Применение этого принципа возможно для тех регионов, где хорошо выражена физиономичность растительности в разных частях болота.

4. Классификация болот по структуре растительности широко использовалась N. Radforth (1965, 1958, 1977), который по аэрофотоснимкам различал структурные выделы поверхности и путем наземных исследований описывал их характеристики. Этот же принцип с привлечением данных по фитоценозам разных форм поверхности применяют русские болотоведы, увязывая их с географическими типами болотных массивов.

Накопление фактического материала приводит к идее создания моделей для выделения территорий, образовавшихся путем заболачивания в зависимости от разных факторов. Были предложены качественные и количественные модели как мелко-, так и крупномасштабные. Они позволяют объединить некоторые динамические аспекты болот, делают экологический подход более глубоким и значительным для понимания динамики болот.

В приложении к главе 1 приведена краткая характеристика болот тех стран, которые не вошли в том 4Б: Норвегии, Исландии, Голландии, Бельгии, Люксембурга, Дании, Франции, Италии, ФРГ, Польши, Японии, Китая и других. Общая площадь болот мира оценивается приблизительно в 500 млн. га (Kivinen, Pakarinen, 1980), 6 % из которых используется для разных целей.

Глава 2 «Болота — хранилища информации о климате или саморазвивающиеся системы?» написана B. Frenzel (ФРГ). Ее основная тема — связь строения торфяной залежи с климатическими изменениями. Рассмотрены 2 точки зрения на причины формирования болот: климатическая и связанная с саморазвитием болот в конкретных условиях среды, определяющих систему факторов, влияющих на развитие болота. Приведены краткие обзор климата голоцена в различных районах мира и характеристика основных методов его изучения: пыльцевой анализ, метод ^{14}C и другие. К палеоэкологическим источникам информации автор относит пограничный горизонт. Рассмотрены этапы и скорость заболачивания земель в различные периоды голоцена в разных районах мира, в том числе и в Западной Сибири, по данным М. И. Нейштадта. Глава заключается выводом о влиянии на развитие болот не столько климата, сколько местных условий, а также деятельности человека. Frenzel широко использует ссылки на работы Н. Я. Каца, М. И. Нейштадта и Н. А. Хотинского.

Глава 3 «Гидрология болот», автором которой является англичанин H. Ingram, наиболее обширная в томе (96 с.). Ingram был переводчиком на английский язык монографии К. Е. Иванова «Водообмен в болотных ландшафтах» (1975), изданной в 1981 г. в Лондоне под названием «Water movement in mirelands».

Наиболее важными гидрологическими процессами, протекающими на болотах, Ingram считает поступления на них воды, ее поведение в верхнем слое и сток. Особое внимание уделяется транспирации, данные о сезонной и дневной периодичности которой приведены в таблице как для сфагновых мхов, так и для кустарничков и трав. Сделан вывод о том, что интенсивность транспирации зависит от характера растительности даже в пределах одного болота.

Другой существенный вопрос, рассматриваемый автором, — запасы воды и их реализация. Отечественные и зарубежные гидрологи различают на болотах в торфяной залежи 2 слоя: активный (acrotelm) и пассивный (catotelm). Они неодинаковы по мощности и определяют величину стока путем фильтрации. Кроме структуры и мощности этих слоев, на сток влияют погодные условия, а также положение рассматриваемого участка на болотном массиве, что определяет величину уклона его поверхности. Помимо фильтрационного стока, отмечается и русловой, происходящий посредством топей, ручьев, речек. Система стоков тесно связана с различной степенью сложности болотных массивов. Ingram применил для ее выражения термины микро-, мезо- и макротоп, что идентично понятиям микро-, мезо- и макроландшафт, предложенным

Е. А. Галкиной в 1945 г. Различия между этими единицами приведены на аэрофотоснимке шотландского верхового болота. Представлена также схема классификации болотных урочищ Иванова и Галкиной, показывающая их зависимость от сетки линий стекания воды.

Глава 4, написанная известным английским экологом и сфагнологом R. Clymo, посвящена торфу. Это также достаточно большая глава (61 с.) с обилием оригинальных рисунков. Торф определяется как аккумулированные остатки мертвых растений. Между типичным торфом и гумусированной минеральной почвой наблюдается постепенный переход. Торф, как правило, содержит менее 20 % неорганического вещества, а некоторые почвы только 35 %. Минимальная глубина торфяных отложений достигает 30 см, максимальная в пределах умеренного климата — 15 м. Наиболее важные признаки торфа, лежащие в основе его классификации и направлений использования, — ботанический состав и степень разложения; менее значительные свойства — способность к катионному обмену, насыщенность микроорганизмами, плотность, влажность, водопроводимость, структура, цвет, теплоемкость. Свойства торфа тесно коррелируют с топографией и гидрологией пространства, где он залегает, с морфологией и историей болота.

Для определения степени разложения торфа предлагаются 10-балльная визуальная шкала Поста, а также экстракция гумуса химическим путем и определение его объема. В таблицах приведен состав анионов и катионов торфов различных болот. Химии торфа уделено большое внимание. Особенно интересен раздел, посвященный распределению различных элементов в торфяной залежи. Раздел о приросте торфа, сопровождаемый моделью этого процесса, Clymo широко обсуждал и ранее на страницах журнала «Ecology», а также в других своих трудах. Наряду с главой по гидрологии болот этот раздел монографии является серьезным глубоким исследованием, требующим внимательного изучения и использования.

Грава 5 «Микроорганизмы болот» написана C. Dickinson (Англия). Она небольшая по объему (20 с.), содержит оригинальные, сделанные под электронным микроскопом фотографии разрушающихся тканей растений при превращении их в торф. Здесь приводится также любопытная схема цикла азота на болотах. Накопление в торфе азота и других питательных веществ связано с деятельностью бактерий. Большинство болотных растений имеет микоризу не только на верховых болотах, но иногда и на низинных. Аккумуляция азота осуществляется и сине-зелеными водорослями, живущими в мезотрофных и евтрофных мочажинах. Что касается насекомоядных растений, то внесение больших доз азота способно погубить их; есть данные, что насекомоядность связана с недостатком серы или каких-то микроэлементов. Рассмотрены вопросы питания растений за счет разложения органики и о скорости этого процесса. Предложено несколько методов изучения разложения растений.

Глава 6 «Будущие аспекты химии почв в анаэробных условиях» написана L. Sikora и D. Keeney (США). Это одна из небольших глав (9 с.), где речь идет об окислительном потенциале, трансформациях азота, экологии микроорганизмов. Показано, что торфа верховых болот крайне бедны микроорганизмами. В заключение подчеркнуто, что условия питания растений болот сильно зависят от концентрации кислорода, а в анаэробной среде — от форм углерода, азота, фосфора, серы, железа. Доступность этих веществ для растений определяется концентрацией кислорода, поэтому нарушение его баланса опасно для растений и микроорганизмов.

Глава 7 «Выживание корней в переувлажненных почвах» (R. Crawford, Англия) посвящена экологии сырых почв и раскрытию некоторых физиологических возможностей выживания растений в переувлажненной среде, лишенной кислорода. Рассмотрены анатомические особенности строения растений и химические превращения, происходящие в корнях. Выживание в топях шейхцерии и пушиц объясняется их длинной корневой системой, тянущейся к проточной воде. Подтопление обусловливает особую форму роста у деревьев: серая ольха, ивы имеют полупростертый ствол, развивающий дополнительные стволики, и в результате формируется куст. Листья приобретают ксероморфный облик. У растений развивается анаэробный тип метаболизма. В результате происходит

аккумуляция этанола, образующегося из накапливающейся в организме глюкозы.

Глава 8 «Первичная продуктивность сырых земель» (I. Bradbury, J. Grace, Англия) посвящена продуктивности 5 различных категорий сырых земель: полуводных зарослей, маршей, сырых лугов, типичных болот и сырых тундр. Описаны методы оценки продуктивности и возможные погрешности этих оценок, которые заключаются прежде всего в трудностях установления различий между живыми и мертвыми тканями. Основные методы определения — это учет прироста и густоты побегов, что в равной мере применимо к травам и мхам, а также измерение интенсивности фотосинтеза. В таблице представлены данные по продуктивности маршей и болотных лесов, не превышающей 1500—2000 г/м² в год, с максимальными показателями 3500 г/м². Очевидно, марши — одни из наиболее высокопродуктивных сообществ. Приведены сведения и о продуктивности сфагновых болот и тундр (в основном для Англии, США и Канады), из которых видно, что она колеблется от 300 до 1000 г/м² в год. Специальная таблица посвящена продуктивности мхов, которая у сфагновых мхов достигает 300—400 г/м² в год. Низкая продуктивность болотных растений связывается с дефицитом фосфора, хотя опыты Гора показали, что пушица и молиния не реагируют ни на его добавки, ни на известкование. Соотношения надземной и подземной продукции для отдельных видов и сообществ, приведенные в таблице для различных стран, свидетельствуют о превышении первой над второй в 2—4 раза у высокотравья типа тростника, а у кустарничков соотношение носит противоположный характер. Большое внимание уделено описанию фотосинтетических процессов у различных групп растений, их водному режиму. В выводах к главе подчеркивается, что: 1) делать сводку по продуктивности болотных растений сложно, так как все данные получены с помощью различных методик и не всегда сравнимы; 2) наивысшая продуктивность у маршей умеренных широт (3500 г/м² в год), на сфагновых болотах наивысшая продуктивность составляет 1000 г/м²; 3) многие сообщества имеют значительную подземную биомассу, но ее продуктивность вряд ли можно точно измерить; 4) по продуктивности тропических болот данных почти нет; 5) продуктивность маршей может быть сравнима с продуктивностью посевов риса, где эффективность использования солнечной энергии — 3—5 %, тогда как в тундре — 1 %; 6) из-за сильного варьирования данных по фотосинтезу их нельзя положить в основу оценок продуктивности, более или менее надежные сведения имеются лишь по некоторым видам маршей; 7) водный стресс в листьях болотных растений наступает не так быстро, как в неболотных; 8) болотная растительность обычно имеет высокий листовой индекс, но в тундрах он невелик; 9) болотная растительность хорошо проветривается от накапливающегося CO_2.

Глава 9 «Изменения в сообществах сырых земель» (I. Tallis, Англия) написана в основном на местном материале. Существующие в природе болотные массивы разбиты на 2 крупные группы по генезису: суходольные и водные. Наблюдения за динамикой болот затруднены, так как ее изучают у болот разных типов, а по характеру растительных остатков не всегда можно достоверно установить динамику. К числу факторов, наиболее сильно влияющих на динамику, относится антропогенное воздействие, в частности химизация среды, осушение, затопление и другие.

Глава 10 «Животные» (авторы C. Martin, R. Blackit, Ирландия) тесно связана с главой 11 «Вторичная продукция» (C. Meson, V. Standen, Англия). Дан прекрасный обзор животных разных групп, населяющих болота многих стран мира. Показаны их приспособления к условиям болот (анабиоз, метаморфизм, миграции), где засуха сменяется переувлажнением, и связь с определенными типами болот. Ряд животных (ондатра, нутрия, бобр) оказывает существенное влияние на растительность болот, а птицы участвуют в переносе семян.

Заканчивая обзор проблем, поднятых в монографии, отметим, что в изучении болот мира остается еще много нерешенных вопросов, особенно это касается болот южного полушария и тропиков. И если относительно терминологии можно договориться, а продуктивность болот определена, то изучение биологии

болотных растений находится лишь в начальной фазе. Следует учесть также перспективность моделирования при исследовании вопросов динамики болот и торфа.

Е. А. Галкина, М. С. Боч.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 14 IV 1986.

УДК 582.35

Бот. журн., т. 71, № 12

R. M. Tryon, A. F. Tryon. Ferns and allied plants: with special reference to tropical America. — New York e. a.: Springer, 1982, 857 p. (**Р. М. Трайон, А. Ф. Трайон. Папоротники и папоротникообразные тропической Америки.** 1982)

I. I. NAUYALIS. (*A REVIEW*)

Рецензируемая книга представляет собой крупную сводку по папоротникообразным такого интересного в ботаническом отношении региона, как Америка. Главный акцент в книге сделан на сосудистые споровые растения тропической зоны.

По данным авторов книги, в пределах тропиков Америки (в районе Больших Антильских островов, Южной Мексики и Центральной Америки, а также тропических Анд, простирающихся от Западной Венесуэлы до Южной Боливии) находится второй по величине и значению центр (после Юго-Восточной Азии) разнообразия сосудистых споровых растений. В нем насчитывается около 2250 видов папоротникообразных (в азиатском центре — 4500). Следовательно, в двух этих далеко друг от друга отстоящих регионах встречается около 75 % видов папоротникообразных мира. Всего же на американском континенте, по оценкам авторов, насчитываются около 3250 видов папоротникообразных, из них 3000 встречаются в тропической зоне, границы которой проходят как севернее, так и южнее (включая громадную территорию Бразилии) центра разнообразия сосудистых споровых растений. Безусловно, этот цифровой материал только приблизительно отражает действительное распределение папоротникообразных. Возможно отклонение в ту или иную сторону в зависимости от принимаемого тем или иным автором общего числа видов, поскольку разногласия среди птеридологов весьма существенны, различия в некоторых случаях доходят до 1—2 тысяч.

Rolla Milton Tryon является автором многих работ, в которых решаются проблемы эволюции, таксономии, биогеографии папоротникообразных. Alice Frensis Tryon в первую очередь интересуют вопросы морфологии и цитологии сосудистых споровых растений, она автор нескольких монографических обработок родов папоротников, в частности рода *Eriosorus* с 25 видами и эндемичного в Америке рода *Jamesonia* с 19 видами. Объединение усилий двух столь крупных специалистов было необходимо, так как авторы хотели привести самые различные сведения о папоротникообразных, тем не менее в связи с огромным объемом имеющегося материала они смогли представить только самые важные данные.

Книга состоит из Введения и общей части, в которой на уровне семейств и родов и, к сожалению, гораздо реже и менее подробно (это, по-видимому, можно считать основным недостатком книги) на уровне видов дается всесторонняя их характеристика.

Введение, состоящее из нескольких небольших по объему разделов, занимает 24 с В нем приведены сведения о систематике американских папоротникообразных, немало места уделено проблемам биогеографии, морфологии и эволюции спор этой группы растений. Интересным представляется раздел Введения, посвященный особенностям и проблемам цитологического изучения папоротникообразных, который завершается материалом о числах хромосом 127 родов. В конце Введения приведен дихотомически-политомический ключ для определения 29 семейств папоротникообразных; предпочтение отдается особенностям структуры спорангиев и сорусов.

Авторы книги в целом придерживаются широкого понимания объема семейств и родов и при изложении материала пользуются своей системой. Классификация современных американских папоротникообразных представлена в виде конспекта высших таксономических единиц. Все папоротникообразные объединены в один отдел *Pteridophyta*, который разделен на три класса — *Filicopsida*, *Equisetopsida* и *Lycopodiopsida*. Класс *Filicopsida* делится на два подкласса — *Polypodiidae* и *Psilotidae*. В состав подкласса *Psilotidae* входит одно сем. *Psilotaceae* с двумя видами *Psilotum nudum* и *P. complanatum*. В конспект системы авторов вошли все роды, подроды и секции папоротникообразных, встречающиеся на американском континенте. Все таксоны уровней семейства и рода пронумерованы арабскими цифрами; номера отсутствуют у не встречающихся в Америке семейств. Трибам присвоены номера соответствующих семейств с добавлением букв, например. 14a, 14b и т. д. Подроды и секции не пронумерованы.

После названия каждого семейства приводится общее число родов. Соответственно цифры после каждого названия рода указывают число видов в составе рода. Даже беглый просмотр такого конспекта уже дает немало интересной информации о распространении отдельных семейств и родов на данной территории. Так, в составе американской флоры наиболее широко представлено сем. *Dryopteridaceae* с 30 родами, в состав которых входит 788 видов. Среди родов первенство принадлежит *Elaphoglossum* (*Dryopteridaceae*) — 350 видов из 500 встречающихся на планете, за ним следуют *Selaginella* (*Selaginellaceae*) — 300 (700), *Thelypteris* (*Thelypteridaceae*) — 300 (800), *Grammitis* (*Polypodiaceae*) — 175 (400), *Asplenium* (*Aspleniaceae*) — 150 (650), *Polypodium* (*Polypodiaceae*) — 135 (150), *Hymenophyllum* (*Hymenophyllaceae*) — 130 (300), *Lycopodium* (*Lycopodiaceae*) — 125 (250), *Trichomanes* (*Hymenophyllaceae*) — 115 (300), *Diplazium* (*Dryopteridaceae*) — 100 (300) и др. Удобным является то, что названия таксонов, распространенных только в Америке, написаны курсивом. К таким семействам относятся *Hymenophyllopsidaceae* с 7 видами, *Lophosoriaceae* — 1, *Metaxyaceae* — 1. Чисто американских родов насчитывается 41. Среди них наиболее широко представлены роды *Trichipteris* с 50 видами и *Cyathea* — 40 (*Cyatheaceae*), *Polybotrya* (*Dryopteridaceae*) — 40 и *Notholaena* (*Pteridaceae*) — 39. В состав остальных американских родов входит, как правило, небольшое число видов, нередко 1—2.

Во Введении представляют интерес данные биогеографического характера. Наибольшее видовое разнообразие папоротникообразных отмечается в горных районах тропиков, отличающихся высокой степенью мозаичности и большим разнообразием экологических условий. Большинство видов в целом характеризуются ограниченным распространением. Широкораспространенных видов, таких как *Campyloneurum angustifolium*, *Gleichenia bifida*, *Pityrogramma calomelanos* и *Adiantum latifolium*, насчитывается около 300.

В пределах американских тропиков папоротникообразные распределены неравномерно. Для четырех регионов отмечено особо большое разнообразие видового состава в сочетании с высоким уровнем эндемизма (не менее 40 %). В составе флоры Больших Антильских островов насчитывается около 900 видов папоротникообразных. Особенно широко представлены семейства *Cyatheaceae*, *Hymenophyllaceae* и *Polypodiaceae* и роды *Asplenium*, *Elaphoglossum* и *Thelypteris*. На этих островах встречаются 16 только здесь произрастающих видов из родов *Alsophila* и *Nephelea* — это пример локального эндемизма. На основании анализа распределения видов с ограниченным распространением установлено, что наиболее тесны связи флоры папоротникообразных Больших Антильских островов с районами Южной Мексики и Центральной Америки.

В составе флоры Южной Мексики и Центральной Америки также насчитывается около 900 видов папоротникообразных. В лесах, расположенных в пределах пояса туманов, которые довольно широко распространены в американских тропиках, встречаются много эпифитных видов из родов *Lycopodium*, *Asplenium*, *Elaphoglossum*, а в горных влажных лесах преобладают виды из родов *Adiantum*, *Pteris*, *Selaginella*.

В состав флоры папоротникообразных Анд входит около 1500 видов. Здесь также ярко выражена флора эпифитных папоротникообразных, среди которых преобладают виды из родов *Lycopodium*, *Asplenium*, *Grammitis*, *Hymenophyllum*

и *Elaphoglossum*. В горных лесах широко распространены наземные виды из родов *Selaginella*, *Adiantum*, *Pteris*, *Thelypteris*. Родственные связи установлены с флорой папоротникообразных Центральной Америки.

Последний крупный центр скопления папоротникообразных находится в Юго-Восточной Бразилии, где насчитывается около 600 видов. Во влажных лесах этого региона преобладают виды из родов *Trichipteris*, *Lindsaea*, *Elaphoglossum*, *Asplenium*. Очень характерным для этого центра считается род *Doryopteris* (*Pteridaceae*). Всего в Америке встречаются 20 видов этого рода, 19 из них произрастают именно в этом регионе. 11 из них эндемики. Наиболее близкие родственные связи обнаружены с флорой папоротникообразных Анд. Для этого региона также известна весьма своеобразная флора папоротникообразных, сформировавшаяся на песчаных или песчано-каменистых почвах. Характерны представители родов *Pellaea*, *Cheilanthes*. 11 видов из 28 в подроде *Coptophyllum* (*Anemia*) являются эндемиками песчаных почв этого региона.

Другие районы американских тропиков не отличаются ни большим видовым разнообразием, ни какими-то специфическими чертами флоры папоротникообразных. Так, например, на Малых Антильских островах насчитывается около 300 видов, и большинство из них широко распространено по тропикам. Примерно то же можно сказать и про папоротникообразные бассейна Амазонки.

Среди экологов растений наверняка большой интерес вызывает характеристика ксероморфных и полуксероморфных видов папоротникообразных, встречающихся в основном в северных и центральных частях Мексики. Здесь обнаружены около 100 таких видов. По оценке авторов, это самая богатая видами ксероморфная флора папоротникообразных в мире. Доминируют виды родов *Cheilanthes*, *Notholaena* и *Pellaea* (*Pteridaceae*). Например, из 39 видов рода *Notholaena* 29 встречаются в Мексике и 14 из них — эндемики. Большинство ксероморфных видов растет в трещинах или расщелинах скал различных горных пород, где скапливается и сохраняется влага. Для одних из этих видов характерны кожистые, устойчивые к засухе листья, для других — очень тонкие листовые пластинки, разворачивающиеся только в период дождей; наблюдается среди ксероморфных видов и листопадность.

Не менее интересным представляется также состав самой богатой в мире альпийской и субальпийской флоры папоротникообразных Анд. Наиболее характерными родами являются *Jamesonia* с 19 видами, встречающимися только в Андах на высотах от 3000 до 4000 м над ур. м., виды *Lycopodium* подрода *Selago*, кроме того, очень характерен *Gleichenia simplex* с небольшими, неветвистыми перистыми листьями. Для большинства альпийских и субальпийских наземных и эпифитных папоротникообразных характерна очень компактная форма роста как приспособление к высокому уровню инсоляции и ультрафиолетовой радиации, а также к большим перепадам температуры в течение суток.

По оценке авторов книги, на островах тропической Америки встречается относительно небольшое число видов папоротникообразных с низким уровнем эндемизма. Так, например, на Галапагосских островах известно 105 видов, из которых только около 10 могут считаться эндемиками. В целом же, детальные исследования эндемизма папоротникообразных на островах пока не проведены.

Авторы книги считают, что американская тропическая флора папоротникообразных по своему составу наиболее близка к соответствующей флоре тропических регионов Африки.

Что же касается связей тропической флоры папоротникообразных с флорами северных и южных регионов американского континента, то более половины из 350 видов папоротникообразных, встречающихся в Канаде и США, произрастает и в тропиках, остальные являются типичными умеренными или арктическими видами, для которых характерно циркумбореальное распространение. Вместе с тем в некоторых родах с преобладающими циркумбореальными связями имеются и эндемики тропиков, такие как *Lygodium palmatum*, *Woodwardia virginica* и др. Около половины видов папоротникообразных из 100 распространенных к югу от южной границы тропиков также встречается и в тропиках. Остальные имеют связи с флорами Новой Зеландии и Австралии. В целом авторы книги придают большое значение анализу современных данных о распространении видов, о центрах видового разнообразия и эндемизма как метода выяс-

нения процессов видообразования, протекающих на экологической и географической основе.

В следующем разделе Введения авторы высказывают различные суждения об эволюции и структуре спор папоротникообразных. Для каждого семейства дается краткая общая цитологическая характеристика, а для каждого рода приведены известные в настоящее время числа хромосом (n и 2n). Специально отмечаются случаи проявления апогамии в родах. Самые низкие числа хромосом для папоротникообразных (n=10, 9, 8 и 2n=14) приведены для видов рода *Selaginella* из Новой Гвинеи. Наивысшее число хромосом среди ныне живущих растений обнаружено у *Ophioglossum reticulatum* (n=631 и 2n=1262). В настоящее время пока не установлены числа хромосом у эндемичных родов американских тропиков.

В общей части книги подробно описаны американские семейства и роды. Описание проводится по единому плану. В начале приводятся сведения по номенклатуре семейства, далее много внимания уделяется морфологической и анатомической характеристике спорофитов и гаметофитов. При этом подробно описываются побеги, листья, структура спорангиев, спор, особенности строения архегониев, антеридиев и т. д. В комментариях к семействам основное внимание уделяется данным по биогеографии, эволюции, экологии и палеоботаническим сведениям. Заканчивается характеристика семейств ключом для определения родов и общим списком литературы, относящейся к данному семейству. Так же, только гораздо менее подробно, описаны и трибы.

В более подробном, чем семейств, описании родов приводятся сведения по их номенклатуре и морфолого-анатомические данные. Специальный раздел посвящен систематике родов, где анализируются их состав, гибриды, подроды, секции. Видовой состав родов характеризуется в небольших разделах под названием «Виды американских тропиков», где обычно приводятся лишь некоторые виды. Для ряда родов указываются комплексы видов. Так, для широко распространенного рода *Cheilanthes* (150 видов, из них 85 встречаются на американском континенте) описаны 10 комплексов, для *Adiantum* (тоже 150 и 85) — 8, для *Polypodium* (150 и 135) — 5. При этом отдельно отмечаются виды, по каким-либо причинам не включенные в состав комплексов.

Для космополитического вида *Pteridium aquilinum* выделены и приведены 6 разновидностей, представлен ключ для их определения. Ключ сопровождается соответствующей контурной картой распространения разновидностей в американских тропиках.

Книга хорошо иллюстрирована. При описании каждого рода использованы от 10 до 20 фотографий, рисунков, диаграмм, которые вместе взятые занимают больше места в книге, чем текст, и значительно облегчают его восприятие. Обычно на 1—2 фотографиях показан общий вид наиболее характерных представителей родов в соответствующих местообитаниях. Для всех описанных в книге родов приведены (обычно южнее 35° с. ш.) точечные карты распределения. Особенности распространения видов на картах показаны лишь в единичных случаях. Для бореальных родов, например, для *Matteuccia*, *Gymnocarpium* и др., приведены аналогичные выше указанным, но соответствующие основному ареалу рода, карты распределения. Целый комплекс иллюстраций обычно посвящен морфологическим особенностям вегетативной сферы. Это фотографии, схемы и реже рисунки с натуры. Чаще всего показано разнообразие листьев в пределах рода. При этом, как правило, внимание уделяется не только общим особенностям архитектоники листа, что уже само по себе является интересным, имея в виду огромное разнообразие папоротникообразных в тропиках, но и различиям диагностического характера между стерильными и фертильными листьями. Иногда просто приводятся данные об изменчивости серии листьев от ювенильных до взрослых, например у *Diplazium pinnatifidum*, *Polypodium aureum* и др. Интересными являются данные о разнообразии морфологии чешуй на черешках листьев в пределах некоторых родов. Большое внимание уделено также сравнительной характеристике жилкования представителей отдельных родов. Из анатомических признаков чаще других наибольшее внимание уделяется особенностям структуры черешков листьев. Целый комплекс рисунков обычно используется для показа особенностей структуры сорусов, спорангиев

и спор. Кроме общего вида спор (×1000), представлены данные об отдельных деталях строения их поверхности (×5000 и 10 000) с указанием местонахождения вида. Меньшее внимание уделено гаметофитам; только на единичных рисунках показаны особенности строения корневищ.

Несмотря на то что представители большинства из описанных семейств и родов не встречаются на территории нашей страны, знакомство с ними, по-видимому, будет полезно не только узкому кругу птеридологов, но и специалистам в области экологии и географии растений.

И. И. Науялис.

Вильнюсский государственный университет. Получено 28 II 1985.

УДК 581 (—17) Бот. журн., т. 71, № 12

Northern Science Network. Newsletter, 1983, vol. 1, N 1; 1984, vol. 2, N 1, N 2. (Северная научная сеть. Информационный бюллетень, 1983, т. 1, № 1; 1984, т. 2, № 1, № 2)

N. A. RYZHOVA. (*A REVIEW*)

С 1971 г. осуществляется программа «Человек и биосфера» (МАБ) — всемирная программа международного сотрудничества в целях изучения вопросов взаимодействия между обществом и окружающей средой в самых различных биоклиматических условиях биосферы («План действий. . .», 1984). В рамках этой программы с целью координации исследований по северным экосистемам организована новая программа — северная научная сеть (СНС). Образование такой организации должно способствовать развитию науки о Севере в целом. Членами организации являются 7 циркумполярных стран. Секретариат ее находится в Канаде. Задачи СНС — сотрудничество, обмен информацией и опытом по изучению биологических процессов, землепользования, управления биологическими ресурсами в субполярных и полярных территориях. СНС имеет свой печатный орган — «Информационный бюллетень» («Newsletter»), который посылается в 20 стран. Выпуски журнала содержат различную информацию об исследованиях, совещаниях в рамках программы, краткие аннотации ряда трудов, связанных по тематике с программой. СНС охватывает различные направления биологических исследований. Ниже дан обзор по ботаническим работам.

В № 1 журнала (1983) изложены основные цели и принципы организации программы. Отмечено, что первоначально в рамках СНС планируется разработка трех независимых тем. Ежегодно по каждой теме проводится совещание. В дальнейшем могут быть рассмотрены и другие темы.

Тема 1. Изучение субарктических березовых экосистем. Березовые леса (из *Betula pubescens* subsp. *tortuosa*) [1] приурочены к Фенноскандии, северным районам СССР и югу Гренландии. Сходные экосистемы, но с доминированием других видов березы распространены в США (Аляска) и Канаде. Необходимо создать общую основу исследований по данной зоне. В 1977 г. в Швеции и Финляндии были проведены международные конференции по субарктическим и субальпийским экосистемам. Было подчеркнуто, что, кроме научных целей, исследования должны быть связаны с проблемами использования территории (лесная промышленность, туризм, охота, рыболовство и т. п.). Необходима информация о лесах Крайнего Севера, их структуре, функциональных особен-

[1] Согласно «Арктической флоре СССР» (1966), в СССР *Betula tortuosa* Ledeb. распространена в предтундровых редколесьях Кольского п-ова. На Полярном и Северном Урале слагает подгольцовые криволесья. К востоку от Белого моря вид входит в состав еловых и лиственничных предтундровых редколесий.

ностях. Существующая информация недостаточна для составления прогнозов изменения северных экосистем при их интенсивном использовании. Требуются исследования по генетике, физиологии и адаптации организмов к экстремальным условиям Севера.

Исследования березовых лесов будут включать генетику и аутэкологию горной березы, а также взаимоотношения между организмами березовых экосистем. В теме выделены следующие пункты: а) изменчивость и эволюция горной березы; б) экологические факторы и леса из горной березы; в) экология травяного и напочвенного покровов; г) взаимодействие растений и животных; д) нарушения и динамика субарктических экосистем (картирование нарушенных территорий, динамики границы леса). Пункты «б» и «в» охватывают исследования по биомассе, ежегодному приросту, репродуктивной биологии, процессам дыхания растений.

Основные исследовательские станции по теме будут размещаться в Гренландии, Норвегии, Исландии, Швеции, Финляндии.

В № 1 (1983) приводится интересная информация об изучении березовых лесов в юго-восточной Гренландии, которое включало ряд различных задач: измерение биомассы наземных и подземных горизонтов сообществ, анализ растительности по трансектам, сбор образцов для определения содержания питательных веществ в почвах, сбор гербария и семян для экофизиологических исследований, энтомологические, микологические, флористические, почвенные и другие исследования. Работы проводили в долине реки, охраняемой от рубок и выпаса в течение 50 лет. Несмотря на охрану, возобновление березы остается незначительным. Особый интерес представляют работы по выявлению экологических и динамических особенностей границы леса (по сравнению с особенностями границы леса в Фенноскандии).

В течение десятилетий изучаются и экосистемы горной березы в Фенноскандии, особенно детально — на университетских станциях в Абиско (Abisco, Швеция) и Кево (Kevo, Финляндия). На страницах журнала (№ 1, 1984) кратко сформулированы основные задачи, объекты, методика исследований на станции Кево. Так, например, значительное внимание уделяется работам по границе леса, которая является одной из характерных черт Субарктики. Она подвержена значительным изменениям под влиянием как климатических, так и антропогенных факторов. Запланировано создание специальной сети станций с целью слежения за динамикой границы в Лапландии. В Кево создан арборетум, где должны выращиваться все основные виды, образующие в различных регионах границу леса. Поскольку для посадки и выращивания растений требуется длительное время, сейчас арборетум используется и для изучения изменчивости и гибридизации видов рода *Betula* в Лапландии. Предполагается создать в рамках СНС ряд дендрариев в других районах Субарктики.

Тема 2. Развитие, мониторинг и исследования биосферных заповедников и других охраняемых территорий. В рамках программы МАБ ведется огромная работа по созданию сети биосферных заповедников. В пределах циркумполярного Севера количество таких заповедников все еще невелико, поэтому одна из целей темы — организация как можно большего числа заповедников в регионе. Деятельность участников темы распространяется не только на биосферные заповедники, но и на мониторинг в других типах охраняемых территорий (национальных парках, экологических заповедниках и т. п.). Это важный момент, поскольку в биосферных заповедниках не всегда разрешены экспериментальные исследования. На Аляске, например, существует несколько охраняемых участков, специально предназначенных для экспериментальных исследований.

В 1983 г. в СССР (Минск) проходил I Международный конгресс по биосферным заповедникам. Рекомендации конгресса положены в основу плана действий по биосферным заповедникам, разработанным в рамках МАБ («План действий. . .», 1984).

В 1984 г. в Канаде состоялся симпозиум по биосферным заповедникам циркумполярной зоны, в работе которого приняли участие 32 делегации из 6 стран. Были рассмотрены следующие темы: освоение природных ресурсов и арктические биосферные заповедники; мониторинг экосистем в арктических биосфер-

ных заповедниках; участие общественности в научных исследованиях и управлении биосферными заповедниками; совместное управление биосферными заповедниками и другими охраняемыми территориями; планирование новых биосферных заповедников в Арктике.

Тема 3. Использование земель и выпас животных: социально-экономические, биологические и экологические аспекты. На территории севера Фенноскандии существуют значительные площади, на которых наблюдается «конфликт» человека и природы в результате использования земель (выпас преимущественно овец; туризм, особенно места зимнего туризма; промышленное влияние: вырубки, строительство ГЭС, добыча полезных ископаемых). Подобные проблемы в настоящее время существуют почти во всех регионах.

Выбор трех указанных тем, как и организация самой СНС, были одобрены на VIII сессии Международного координационного совета Программы МАБ («Бюллетень. . .», 1984).

В одном из номеров журнала (№ 2, 1984) подробно освещаются точки зрения различных стран на необходимость проведения исследований в Арктике. Подчеркивается, что Арктика играет значительную роль в создании климата северного полушария, окружающей среды, ресурсов, имеющих значение для Европы и всего мира в целом, поэтому было бы полезно расширить рамки существующего европейского и международного сотрудничества. Арктика во многих отношениях может быть принята за эталон. Организмы Арктики должны рассматриваться как важный источник генетического кода исключительно хорошо развитых физиологических и биохимических адаптационных механизмов. Большое значение имеет исследование жизненных форм, приспособленных к холоду и световым условиям Арктики.

В № 1 (1984) привлекает внимание информация об исследованиях влияния огня на лесные экосистемы циркумполярных районов. Работы по изучению пирогенного фактора давно проводятся в различных зонах мира. Однако северные экосистемы изучены в этом отношении все еще недостаточно. Комплексные исследования роли огня начаты в субарктической зоне Канады. Выявлено, что периодическое загорание северных лесов необходимо для их существования. Анализируется также ряд сборников,[2] посвященных изучению роли и влияния огня в циркумполярных экосистемах (физическое и химическое влияние пожаров, их частота в прошлом и настоящем, воздействие на популяции и сообщества).

Каково будущее созданной сети? Планируется расширение сотрудничества. В № 2 (1984) указывается, что даже за короткий срок существования СНС можно говорить о положительных результатах ее работы. Участники программы СНС надеются развить более тесные контакты с другими организациями, занимающимися проблемами Севера: с исследовательской северной гидрологической сетью, с сетью по мониторингу загрязнения арктического воздуха и другими.

Программа СНС — логическое продолжение исследований МАБ, охватывающих территории как с высокой, так и с низкой биологической энергией. Ученые Советского Союза, в частности, подчеркивали, что без исследований в высоких широтах МАБ не может дать заключение по всей биосфере. Работа СНС уже показала, что она является эффективным средством поддержки и укрепления интересов северных стран в деятельности МАБ в целом. Кроме того, многие программы северной сети представляют непосредственный интерес для исследований в умеренных и тропических широтах. Северные экосистемы по сравнению с южными упрощены. Внутри- и межтрофические взаимоотношения организмов часто прослеживаются в них более четко. Характерны низкие потоки энергии, экстремальные изменения фотосинтеза, эффект которого легко измеряется. Эти особенности создают прекрасные лаборатории для изучения многих процессов биологической реакции на стрессовые состояния.

---

[2] Один из сборников рецензировался в «Ботаническом журнале» (Миркин, 1985).

ЛИТЕРАТУРА

Арктическая флора СССР. Вып. 6. М.; Л.: Наука, 1966. 207 с. — *Бюллетень* программы «Человек и биосфера». — Природа и ресурсы, 1984, т. 20, № 4, с. 24—29. — *Миркин Б. М.* (*Рецензия*). Роль огня в северных циркумполярных экосистемах. 1983. — Бот. журн., 1985, т. 70, № 2, с. 287—290. — *План* действий по биосферным заповедникам. — Природа и ресурсы, 1984, т. 20, № 4, с. 11—23.

Н. А. Рыжова.

Институт биологии КФ АН СССР
Сыктывкар.

Получено 3 III 1986.

УДК 019.941 : 002.01 : 581.9 (94) Бот. журн., т. 71, № 12

Kwongan. Plant Life of the Sandplain. Biology of a South-West Australian Shrubland Ecosystem / Editors J. S. Pate and J. S. Beard. — Nedlands, Western Australia: University of Western Australia Press, 1984. 284 p. (**Квонган. Растительная жизнь песчаной равнины. Биология кустарниковой экосистемы юго-западной Австралии** / Ред. Дж. С. Пейт и Дж. С. Биэрд. — Недландс, Западная Австралия: Изд-во университета Западной Австралии, 1984. 284 с.).

A. I. LÄÄNELAID. (*A REVIEW*)

Заглавие этой книги начинается словом «квонган», которое, по всей вероятности, в будущем будет включено в биогеографические и экологические справочные издания в качестве общепринятого термина. Само слово происходит из языка австралийских аборигенов нюнгар, в котором оно обозначает песчаную землю с открытой кустарниковой растительностью. Впервые это слово в определенном терминологическом смысле было применено в 1839 г. ботаником Западной Австралии J. Drummond. В 1976 г. один из редакторов рецензируемой книги (J. S. Beard) предложил использовать это слово как термин для обозначения западно-австралийских песчаных пустошей со средиземноморским климатом. В биогеографическом масштабе сообщества квонган физиономически похожи на маквис (франц. maquis), или маккия (итал. macchia), в Средиземноморье, чаппараль (chaparral) в Калифорнии, матораль (matorral) в Чили и финбош (fynbos) в Южной Африке, но между квонганом и перечисленными терминами существуют и заметные различия. Составители рецензируемой книги предлагают следующее определение квонгана: квонган представляет собой любое сообщество склерофильных кустарников в юго-западной Австралии, которое имеет ярус лептофильных и нанофильных кустарников высотой не более 1 м. Допускается содержание и более высоких доминантных кустарников, кроме кустарниковых эвкалиптов, или любых единично разбросанных деревьев, если они не являются доминантными.

Сообщества квонган занимают примерно 27 % площади юго-западной части Австралии, распространяясь почти исключительно (99 %) на песчаных равнинах. Понятие «квонган» включает также приморские пустоши и заросли на пригорках на непесчаной почве, но они занимают относительно незначительную площадь. Согласно определению квонгана, ранее известная растительная формация малли исключается из этого понятия и топографически занимает место между квонганом и древесными сообществами.

Согласно приложенной к книге карте растительности, существуют пять физиономических типов квонгана, которые характеризуются разным флористическим составом. Одним из них является и «песчаная равнина», которая понимается как открытый ландшафт с почвой, варьирующей от гравия до различных песков на глинах. В общем квонган встречается в местах недостаточного увлажнения для роста древесной растительности. Так как запасы влаги определяются частично осадками, частично водосохраняющими свойствами субстрата, сообщества квонган можно встретить и в районах с обильными осадками в местах

с тонким почвенным слоем, на скалах, и в местообитаниях, открытых сильным ветрам или брызгам соленой воды.

В Австралии до сих пор широко распространен и другой термин для обозначения сообществ типа квонган — это «пустошь (heath)», слово европейского происхождения. Несмотря на то что пустоши и квонган можно считать пейнобиомами, по Вальтеру (1979), имеются и существенные различия между ними, оправдывающие введение нового термина для австралийских сообществ. Во-первых, в отличие от европейских пустошей квонган состоит в основном из неэрикоидных кустарников. Во-вторых, европейские пустоши являются постоянно гумидными и часто характеризуются заметным накоплением органического вещества в виде торфа, тогда как квонган переносит сильную летнюю засуху и обычно имеет мало органического вещества. Beard полагает, что если бы первые поселенцы западно-австралийского штата пришли, например, из Средиземноморья, очень вероятно, что австралийские пустоши сегодня называли бы маквис (maquis), а не heath.

Книга состоит из двенадцати глав, в которых рассматриваются различные вопросы экологии растений и сообществ квонгана. Отдельные главы написаны разными авторами.

Первая глава (автор Beard) посвящена биогеографии квонгана. В ней указываются физиономические черты растительных сообществ квонгана, характеризуются климатические и эдафические факторы, обусловливающие образование и распространение названного типа растительности. Во второй главе (авторы B. B. Lamont, A. J. M. Hopkins и R. J. Hnatiuk) дается обзор флористического богатства квонгана на родовом и семейственном уровнях, к нему прилагается список родов сосудистых растений, встреченных в квонгане, и указывается число видов в каждом из них. Интересно отметить, что из перечисленных 420 родов 87 встречаются в СССР; 24 рода были завезены в Австралию переселенцами. Имеется одно монотипное семейство (*Emblingiaceae*), распространение которого ограничивается только квонганом; в нем встречаются и другие монотипные австралийские эндемичные семейства (*Cephalotaceae*, *Philydraceae*), но они более характерны для других растительных типов. Всего в квонгане отмечено 2540 видов сосудистых растений из 3611, свойственных юго-западной Австралии. Авторы анализируют исторический ход образования флоры юго-западной Австралии и указывают причины чрезвычайного видового богатства квонгана.

В третьей главе (автор E. Bettenay) рассматривается геоморфология песчаных равнин, которые образуют субстрат квонгана; обращается внимание на геологическое происхождение и разнообразие основных типов почв; описываются главные физические и химические свойства почв песчаных равнин. Почвы квонгана разделяются на две крупные группы, которые различаются главным образом по способу происхождения: это латеритные песчаные равнины и прибрежные пустошные пески.

Четвертая глава (авторы A. J. M. Hopkins и E. A. Griffin) углубляет тематику первой главы по биогеографии и флоре квонгана на примере конкретных районов. Главы пятая (авторы J. S. Pate, K. W. Dixon и G. Orshan) и шестая (авторы J. S. Pate, G. Weber и K. W. Dixon) посвящены жизненным и ростовым формам, характерным для растений квонгана. Выделены 29 морфологических, анатомических, фенологических, феноморфологических и физиологических признаков, характеризующих виды растений. Даются жизненные формы семейств по К. Раункиеру. Шестая глава целиком посвящена своеобразной квонганской форме роста — так называемым костыльным растениям, они имеют надземные корни, напоминающие воздушные корни пандануса или некоторых мангровых деревьев. Оказывается, что костыльные растения встречаются у видов 8 родов, принадлежащих к 5 семействам покрытосеменных. Бо́льшая часть из 56 перечисленных в книге видов костыльных растений обитает в квонгане; из них, кроме представителей космополитного рода *Drosera*, все остальные австрало-азиатские, а некоторые даже западно-австралийские эндемики. Предполагается, что костыльные растения — это одна из адаптаций низкорослых растений квонгана для переживания периода засухи и высоких температур поверхностного слоя почвы. Другими адаптациями, встречающимися у растений квонгана, являются эфемерность и жизненная форма геофита.

Главы седьмая и восьмая посвящены адаптациям подземных частей растений — корневых систем. В седьмой главе (автор Lamont) описаны некоторые специфические способы питания растений: образование так называемых протеоидных корней (скопление тонких корневых ветвлений, расположенных рядами вдоль осевых корней; характерно для протейных), морковообразных корней, капилляроидных корней (скопления корневых ветвлений, густо покрытых длинными корневыми волосками) и придаточных корневых скоплений на стебле, питающихся за счет мертвых листовых оснований, остающихся на растении *(у Kingia australis)*. У растений квонгана установлены 2 типа микориз: общие и специализированные к определенному хозяину. Азотфиксирующие корневые клубеньки пока изучены только у некоторых бобовых квонгана. Все представители семейств *Santalaceae* и *Loranthaceae* и роды *Cassytha*, *Olax*, *Orobanche*, *Cuscuta* и *Pilostyles* являются паразитными и питаются за счет других высших растений при помощи гаусторий. Но самые обильные по числу видов и биомассе в квонгане — полупаразиты (*Santalaceae*, *Nuytsia*, *Olax*). Встречаются четыре рода насекомоядных растений: *Byblis*, *Drosera*, *Polypompholyx* и *Uticularia*. Интересно отметить, что, согласно указанию автора этой главы, в квонгане произрастает больше видов росянки (33), чем где-либо в других местах Земли на равновеликих площадях. В восьмой главе (авторы J. Dodd, E. M. Heddle, J. S. Pate и K. W. Dixon) описаны экспериментально изученные корневые системы кустарниковых видов в квонгане, приводятся данные о сезонной динамике потенциала давления в ксилеме и скорости среднесуточной транспирации у некоторых глубококорневых кустарников. Рассматриваются особые модификации корней: мясистые корневые клубни; корни, способные запасать воду в толстых сосудах ксилемы; «веревочные корни», которые имеют несколько центральных цилиндров проводящих тканей; корневые побеги; корни, облепленные слоем песка (в основном у однодольных); одревесневшие клубни, часто возникающие из гипокотиля и достигающие диаметра до 1 м (у некоторых видов эвкалипта); схизогенные корни у некоторых представителей сем. *Myrtaceae*, где стебель и главный корень расщепляются радиально на более или менее равные сегменты.

Как и в других экосистемах средиземноморского типа, важным фактором, определяющим структуру растительных сообществ, продуктивность и флористический состав, в квонгане являются пожары. В девятой главе (авторы D. T. Bell, A. J. M. Hopkins и J. S. Pate) описываются основные воздействия периодических горений на изменение надземной биомассы и динамику растительных сообществ. Несмотря на то что пожары (вызванные главным образом молниями) были часты в юго-западной Австралии в течение не менее чем 5000 последних лет, в настоящее время в связи с ними возникли совершенно новые проблемы. Большинство участков в юго-западной Австралии, занятых естественной растительностью, располагается вблизи от сельскохозяйственных угодий. С одной стороны, скотоводы и фермеры, выращивающие пшеницу, поддерживают частое горение и выжигают растительность через каждые 4—7 лет, чтобы избежать распространения стихийных пожаров квонгана на сельскохозяйственные земли. С другой стороны, природная растительность квонгана представляет собой отличную зимнюю пасеку и пасечники уверены, что медовая продуктивность достигает наивысшего уровня не ранее чем через 10 лет после горения. Большой проблемой стала защита многих редких и эндемичных видов, которые подверглись опасности из-за изменения режима горения. В главе анализируются реакции растений на горение. По имеющимся данным делается вывод, что при современных условиях биологически наиболее полезным было бы контролированное горение квонгана через каждые 25—50 лет, что приблизительно соответствует природной частоте горения.

В десятой главе (авторы D. T. Bell и L. J. Stephens) анализируются четырехлетние фенологические наблюдения роста и цветения ряда видов растений по временам года на конкретных участках прибрежного квонгана вблизи г. Перта.

В одиннадцатой главе (авторы J. S. Pate и B. Dell) рассматриваетс потребление минеральных элементов растениями квонгана на примерах разных жизненных форм. Указываются большие пробелы в знаниях ученых о минеральноом

питании и обмене веществ растений в квонгане, особенно о круговороте питательных элементов при разном флористическом составе и различных типах почвы.

Последняя, двенадцатая глава (авторы S. D. Hopper и B. G. Muir) посвящена проблемам охраны видов и растительных сообществ квонгана. Отмечается, что самой страшной опасностью для растительности квонгана стало уничтожение ее в целях создания сельскохозяйственных угодий. По данным Beard, из 11 260 км^2 бывшего квонгана 54 % уже преобразовано в сельскохозяйственные земли, при этом бóльшая часть из них разработана в последние десятилетия. В сравнительно меньшем масштабе разрушение природной растительности квонгана происходит при добыче песка и гравия, при постройке новых шоссейных дорог, линий энергопередач, поселков и пр. Менее заметны на первый взгляд опасности, связанные с повторным сжиганием растительности, инвазией сорняков, занесением удобрений ветром, а также с распространением микопатогенов, увеличением засоленности, интенсивным сбором цветов и семян для экспорта, чрезмерно многочисленными пасеками, нелегальным выпасом скота в заповедниках, поеданием растительности дикими кроликами и козами. В настоящее время в штате Западная Австралия охраняется около 14 300 000 га (6 % площади штата) примерно в 50 национальных парках и 1070 природных заповедниках, многие из которых находятся в юго-западной части штата и покрыты растительностью квонгана. Анализ распространения популяций наиболее ценных растений квонгана показал, что существующая сеть заповедных территорий недостаточна для успешного сохранения этих популяций. Число редких и подверженных опасности исчезновения растений квонгана, по разным данным, колеблется от 100 до 1000 видов. Разные оценки объясняются главным образом слабой флористической изученностью юго-западной Австралии, а также разными критериями редкости. Немалую работу по охране природных растительных и животных сообществ квонгана проводит администрация национальных парков и заповедников. Важную роль в помощи охраны природы играют также добровольные организации. Идеи охраны природы распространяют ботанические сады и питомники. Некоторые наиболее ценные редкие декоративные растения размножают при помощи тканевых культур, что существенно уменьшает опасность их уничтожения в природе. Издаются научно-популярные книги о выращивании местных растений, которые можно приобрести в питомниках. Большой доход дает экспорт австралийских природных растений в виде срезанных цветов и семян. Например, в сезоне 1980—1981 гг. в Западной Австралии было собрано около 14 млн. цветущих стеблей и 2600 кг семян. Это дело требует постоянной проверки во избежание нанесения ущерба численности редких видов. Но, с другой стороны, благодаря вывозу цветущих растений и семян популяризируется австралийская богатая и своеобразная флора и одновременно пропагандируется идея ее охраны. Задаче ознакомления с австралийской флорой служат периодические издания и хорошо иллюстрированные книги. Нельзя не отметить необходимость дальнейшего научного изучения биологии квонгана.

Отдельные главы в книге «Квонган. Растительная жизнь песчаной равнины» иллюстрированы многочисленными графиками и рядом фотографий. Списки использованной литературы сопровождают каждую главу. Книга снабжена указателями растительных семейств, родов, видов, географических названий, а также предметным указателем; приложена цветная карта растительности юго-западной ботанической провинции и юго-западной переходной зоны с Эремейской провинцией Австралии М. 1 : 3 000 000, показывающая распространение сообществ квонгана.

А. И. Ляэнелайд.

Тартуский государственный университет.

Получено 27 VIII 1985.

УДК 0.19.941 : 002.01 : 581.1 Бот. журн., т. 71, № 12

А. Г. Юсуфов. Лекции по эволюционной физиологии растений. — М.: Высшая школа, 1985. 103 с. Т. 9000. Ц. 25 коп.

K. V. MANOILENKO. *A. G. YUSUFOV.* LECTIONS ABOUT THE EVOLUTIONARY PLANT PHYSIOLOGY. 1985

В последнее время заметно возрос интерес ученых к эволюционным аспектам ботаники. Постепенно теряет силу упрек, высказанный М. Х. Чайлахяном в 1959 г. в статье «Движущие силы развития растительных организмов», об отставании физиологии растений в отношении использования исторического метода. Эволюционный подход стал чаще применяться при изучении не только структуры и формы растения, но и процессов его жизнедеятельности. У нас эти изменения в значительной степени были следствием итогов работы первого в СССР симпозиума по эволюционной физиологии, проведенного в Ленинграде в 1974 г.

Тогда и позднее с важными разработками выступили Н. И. Антипов, П. А. Генкель, Д. М. Гродзинский, О. В. Зеленский, А. А. Ничипорович, В. В. Полевой, Б. А. Рубин, В. В. Скрипчинский и др.

К числу заметных событий в развитии этого актуального направления науки следует отнести и выход в свет в 1985 г. в издательстве «Высшая школа» книги А. Г. Юсуфова «Лекции по эволюционной физиологии растений», одной из первых, предназначенных в качестве учебного пособия для студентов университетов.

Появление работы Юсуфова весьма своевременно. Все возрастающее значение эволюционной теории поставило на очередь выяснение вклада каждой отрасли биологии в познание законов, лежащих в основе исторического развития живого. Учебное пособие Юсуфова как раз и помогает читателю понять и определить роль физиологии растений в этом процессе, осмыслить значение функций.

Автор расширяет рамки уже существующих материалов по данному вопросу. Он останавливается на рассмотрении самого предмета «эволюционная физиология растений», поясняет смысл понятий «эволюция функций» и «функциональная эволюция», дает характеристику методам этого научного направления.

Книга состоит из шести глав, где обстоятельно анализируются основные направления функциональной эволюции растений: дивергенция, параллелизм, конвергенция. Каждое из этих направлений автор иллюстрирует примерами из жизни растений; обсуждаются принципы преобразования функций в ходе эволюции растений (множественность реализации, усиление или ослабление, компенсация, стабилизация и автономизация функций). В числе общих закономерностей исторического развития функциональной системы растения Юсуфов выделяет постепенное усложнение, взаимосвязь формы и функции, возникновение многообразия, приспособительный характер, взаимодополнение механизмов.

В книге сделана попытка обобщить материал и показать разнообразие точек зрения на становление и развитие автотрофного питания. Уделено внимание рассмотрению вопроса об эволюции аппарата фотосинтеза и механизма его действия. Хорошо изложен материал о своеобразии растений, имеющих C_3- и C_4-пути фиксации CO_2, дана их эволюционная оценка. Наряду с этим показаны пути эволюции процесса дыхания у растений, подчеркнуто, что энергетическое совершенствование растений было обусловлено действием естественного отбора. Важны данные о различиях в химическом составе растений — представителей разных видов, а также о периодических явлениях в жизни растительного организма.

Автор раскрывает адаптивное значение различий в химическом составе растений, их сезонных циклов. В книге особо подчеркивается и объясняется роль естественного отбора в становлении функциональной системы растения. Учебное пособие содержит ряд таблиц, графиков и схем, что облегчает осмысление материала.

При переиздании пособия, с нашей точки зрения, будет уместным в разделе «Классификация физиологических свойств и адаптаций» дать определение са-

мому понятию «адаптация», поскольку в кругах ботаников и физиологов еще нет четкости в употреблении этого термина. Необходимо более обстоятельно осветить вопрос об их классификации, расширить генетические подходы к рассмотрению функций. Желательно включить и материалы по устойчивости растений, росту и развитию в их эволюционной трактовке.

В заключение хочется еще раз отметить, что Юсуфов провел большую работу, отобрав из обширной литературы по физиологии растений факты, интересные для эволюционной теории.

Книгу «Лекции по эволюционной физиологии растений» с благодарностью встретят не только ботаники-физиологи, но и самые широкие круги биологов и учащаяся молодежь.

К. В. Манойленко.

Ленинградское отделение
Института истории,
естествознания и техники.

Получено 10 II 1986.

УКАЗАТЕЛЬ «БОТАНИЧЕСКОГО ЖУРНАЛА», т. 71 (1986)

Обзорные статьи

Оригинальные статьи

Сообщения

Систематические обзоры и новые таксоны

Флористические находки

Методика ботанических исследований

Охрана растительного мира

Числа хромосом

Потери науки

Юбилеи и даты

Критика и библиография

Хроника

Во Всесоюзном ботаническом обществе

Письма в редакцию

CONTENTS

СОДЕРЖАНИЕ

12

1 р. 90 к.

Индекс 70056

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА» ГОТОВИТ К ВЫПУСКУ КНИГУ

«Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики: Материалы II рабочего совещания по сравнительной флористике. Неринга, 1983 г.»

Объем 20 л. Цена 3 р. 20 коп. План выпуска 1987 года, II кв., № 264

Книга содержит переработанные и дополненные авторами материалы II рабочего совещания по сравнительной флористике (Неринга, сентябрь 1983 г.), отражающие современное состояние ее теории и методов, тенденции развития. Предметом статей являются анализ базового понятия «флора», подходы к изучению флор, оценка разных опорных единиц флористических сравнений, вопросы методики, применение математических методов в сравнительной флористике. Сборник заключают одобренные на совещании программы флористических исследований разной степени детальности и очерк системы основных понятий флористики (включая систему категорий элементов флоры).

Сборник рассчитан на специалистов в области флористики, ботанической географии, биогеографии, геоботаники, общей экологии, на преподавателей и студентов вузов.

Для получения книги почтой заказы просим направлять по адресу:
197345, Ленинград, Петрозаводская ул., 7.

Магазин «Книга — почтой» Северо-Западной конторы «Академкнига».
Заявки принимаются до 20 февраля 1987 года.